

SÉRIE A, N° 12217

N° D'ORDRE :

2089

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

TCHANG YUNG-TAI

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'HISTOGENÈSE ET L'HISTOPHYSIOLOGIE DE
L'ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN MOYEN CHEZ UN LÉPIDOP-
TÈRE (*Galleria Mellonella* L.)

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 5 Novembre 1929 devant la Commission d'examen.

Président : M. CAULLERY

Examineurs { MM. FR. PICARD
A. GUILLIERMOND

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1929

SÉRIE A, N° 12217

N° D'ORDRE :

2089

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

TCHANG YUNG-TAI

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'HISTOGENÈSE ET L'HISTOPHYSIOLOGIE DE
L'ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN MOYEN CHEZ UN LÉPIDOP-
TÈRE (*Galleria Mellonella* L.)

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 5 DEC 1929 Novembre 1929 devant la Commission d'examen.

Président : M. GAULLERY
Examineurs { MM. FR. PICARD
A. GUILLIERMOND

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1929

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires.. P. APPELL, M. MOLLIARD.

Profess. honoraires..	}	A. JOANNIS.	A. LEDUC.
		H. LE CHATELIER.	R. DONGIER.
		H. LEBESGUE.	E. HEROUARD.
		A. FERNBACH.	

Professeurs	}	ÉMILE PICARD.....	Analyse supér. et algèbre supérieure.
		G. KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
		E. GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
		P. JANET.....	Électrotechnique générale.
		F. WALLERANT...	Minéralogie.
		P. PAINLEVÉ.....	Mécanique anal. et mécanique céleste
		GABRIEL BERTRAND	Chimie biologique.
		M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
		M. CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés)
		G. URBAIN.....	Chimie générale.
		ÉMILE BOREL.....	Calcul des probabilités et phys. mathém.
		L. MARCHIS.....	Aviation.
		JEAN PERRIN.....	Chimie physique.
		RÉMY PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
		H. ABRAHAM.....	Physique.
		M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
		E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.
		E. LAPICQUE.....	Physiologie générale
		E. VESSIOT.....	Théorie des fonct. et th. des transf.
		A. COTTON.....	Physique générale.
		J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
		CHARLES FABRY...	Physique.
		CHARLES PÉREZ...	Zoologie.
		LÉON BERTRAND...	Géolog. structurale et géolog. appliquée
		R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.
		E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
		P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
		E. BLAISE.....	Chimie organique.
		P. A. DANGEARD..	Botanique.
		P. MONTEL.....	Mécanique rationnelle.
		P. WINTREBERT...	Anatomie et histologie comparées.
		O. DUBOSCO.....	Biologie maritime.
		G. JULIA.....	Mathématiques générales.
		A. MAILHE.....	Etude des combustibles.
L. LUTAUD.....	Géogr. physique et géol. dynamique.		
EUGÈNE BLOCH...	Physique théorique et phys. céleste.		
HENRI VILLAT...	Mécanique des fluides et applications.		
CH. JACOB.....	Géologie.		
P. PASCAL.....	Chimie minérale.		
LÉON BRILLOUIN..	Théories physiques.		
V. AUGER.....	Chimie appliquée.		
N.....	Astronomie.		



E. PÉCHARD.... Chimie (Ens. P. C. N.)	L. JOLEAUD..... Paléontologie.
M. GUICHARD... Chimie minérale.	M. JAVILLIER.... Chimie biologique.
A. GUILLET.... Physique.	A. DUFOUR..... Physique (P. C. N.).
G. MAUGUIN.... Minéralogie.	F. PICARD..... Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. BLARINGHEM Botanique.	
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.	ROBERT-LÉVY... Zoologie.
A. DEREIMS.... Géologie.	L. DUNOYER..... Optique appliquée.
A. DENJOY..... Calcul diff. et int.	A. GUILLIERMOND Botanique (P. C. N.).
H. BENARD..... Physique (P. C. N.).	A. DEBIERNE.... Radioactivité.
E. DARMOIS.... Physique.	M. FRECHET..... Calcul des probabilités et phys. mathém.
G. BRUHAT.... Physique.	
H. MOUFON.... Chimie physique.	

Secrétaire..... A. PACAUD

A MON MAITRE
M. LE PROFESSEUR CAULLERY
Membre de l'Institut.

Hommage de respectueuse reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES SUR

L'HISTOGENÈSE ET L'HISTOPHYSIOLOGIE
DE L'ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN MOYEN
CHEZ UN LÉPIDOPTÈRE (*GALLERIA MELLONELLA* L.)

(Avec 6 planches et 49 figures).

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS.	4
INTRODUCTION.	3
TECHNIQUE HISTOLOGIQUE	8
CHAPITRE PREMIER. — OBSERVATIONS BIOLOGIQUES	12
CHAPITRE II. — STRUCTURE ET HISTOGENÈSE DE L'INTESTIN MOYEN LARVAIRE	20
§ 1. <i>Structure.</i>	20
§ 2. <i>Histogenèse</i>	24
§ 3. <i>Cellules caliciformes</i>	28
§ 4. <i>Les formations apicales des cellules cylindriques.</i> La bor- dure en brosse, p. 37. La membrane apicale et l'origine de la membrane péritrophique, p. 40.	
CHAPITRE III. — HISTOPHYSIOLOGIE DE L'INTESTIN MOYEN LAR- VAIRE.	48
§ 1. <i>Absorption intestinale</i> , p. 48. Critique des conclusions des expériences antérieures, p. 48. Observations personnelles sur les chenilles normalement alimentées, p. 50.	
§ 2. <i>Sécrétion intestinale</i> , p. 57. Enclaves figurées dans le noyau des cellules intestinales, p. 58. Enclaves figurées dans le cytoplasme des cellules cylindriques, p. 60. Enclaves figurées dans le cytoplasme des cellules cylindriques d' <i>Achroia gri-</i> <i>sella</i> , p. 69.	
§ 3. <i>Vue d'ensemble sur l'histophysiologie</i> , p. 70. Le proces- sus de dégénérescence cellulaire et des formations qui en déri- vent, p. 70. Conclusions de l'étude histophysiologique, p. 76. Discussion sur l'histophysiologie intestinale, p. 76.	

CHAPITRE IV. — MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DE L'INTESTIN MOYEN PENDANT LA MÉTAMORPHOSE.	85
§ 1. <i>Evolution morphologique</i> : régression de l'intestin	85
§ 2. <i>Evolution histologique</i>	92
CHAPITRE V. — ACTIVITÉ DES CELLULES BASALES ET SES RAP- PORTS AVEC L'HISTOGENÈSE DE L'ÉPITHÉLIUM AUX DIVERS STADES DE LA VIE.	111
L'activité des cellules basales dans les différents stades de la vie, p. 111. Le mode de multiplication des cellules basales, p. 117. L'origine des cellules basales, p. 120. Rôle et signifi- cation des cellules basales, p. 123. Les rénovations épithéliales et leur signification, p. 125. Les éléments inclus dans les cellules cylindriques, p. 129.	
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.	134
RÉSUMÉ DU MÉMOIRE	138
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	141

AVANT-PROPOS

Depuis cinq ans déjà, sur la suggestion de mon maître, M. le Professeur CAULLERY, je poursuis des recherches, au Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, sur les teignes des ruches d'abeilles, au point de vue de la reproduction sexuelle et du développement postembryonnaire.

Au début de mes recherches, j'avais surtout envisagé la biologie des chenilles, mais les connaissances acquises me plaçaient dans des conditions très favorables pour l'étude précise de leur développement postembryonnaire. J'ai poursuivi cette étude du développement par deux méthodes parallèles, expérimentale et histologique.

L'abondance de la matière ne m'a pas permis de grouper les résultats expérimentaux et les observations histologiques dans une même publication. La partie expérimentale de mes recherches a fait l'objet d'un premier mémoire ⁽¹⁾.

Dans ce second mémoire, je n'exposerai que les faits histologiques relatifs à l'intestin moyen, en laissant de côté ceux qui ont trait aux autres organes pour des publications ultérieures.

On trouvera d'ailleurs dans mon premier mémoire un exposé très sommaire des phénomènes histologiques relatifs aux divers organes étudiés, exposé qui était nécessaire pour la compréhension d'une interprétation nouvelle (*théorie de l'activité cellulaire périodique*) du développement des Arthropodes. Cette interprétation, qui est le but de mes recherches expérimentales et histologiques, fournit une base intéressante pour la recherche de l'évolution phylogénétique de ce groupe d'animaux.

Je tiens à exprimer ici ma profonde reconnaissance à mon

⁽¹⁾ Recherches expérimentales sur la métamorphose de *Galleria mellonella* et considérations générales sur le développement postembryonnaire des Insectes, avec de nouvelles observations histologiques. (*Bull. Biol. de France et de Belgique*, t. LXIII, 1929, p. 350-376).

maître M. le Professeur CAULLERY, qui, au cours de ce travail, a constamment mis à ma disposition sa connaissance approfondie des questions biologiques et embryologiques et m'a aidé de ses conseils journaliers et ses encouragements incessants. La bienveillance de l'accueil qu'il m'a réservé au Laboratoire d'Evolution m'a permis de poursuivre mes recherches dans des conditions matérielles et morales excellentes. Je le remercie tout particulièrement de s'être intéressé, pendant ces deux dernières années, à mon existence matérielle pénible et de m'avoir aidé à obtenir les moyens sans lesquels je n'aurais pu achever cette étude.

J'exprime également ma reconnaissance à M. le Professeur F. PICARD. J'ai bénéficié, pendant toute la durée de mes recherches, de sa connaissance toute particulière du groupe des Insectes. Il ne m'a ménagé ni son temps, ni ses précieux conseils.

Je remercie M. le Professeur METALNIKOFF des utiles renseignements relatifs à l'élevage de *Galleria*, qu'il m'a fournis au début de mon travail.

Mes amis, MM. ABELOOS et AVEL, assistants au Laboratoire d'Evolution, se sont constamment intéressés à mon travail. Leurs renseignements généraux ou techniques m'ont souvent fourni d'utiles suggestions. Ils ont pris la peine de revoir la rédaction de mes publications. Je leur en suis très reconnaissant.

Mon ami et camarade A. GOUREVITCH m'a beaucoup aidé pour la lecture de mémoires en des langues dont je ne possédais qu'une connaissance insuffisante. Je le remercie bien cordialement.

M. Joseph GATELLIER, chef d'atelier au Laboratoire d'Evolution, m'a rendu de précieux services, je lui adresse ici mes meilleurs remerciements.

Je prie la Faculté des Sciences de Paris, qui m'a accordé pendant l'année scolaire 1927-1928 une bourse Arconati-Visconti, et The China foundation for the promotion of education and culture (Pékin), dont j'ai été ensuite un des boursiers de recherches scientifiques, pour l'aide matérielle dont elles m'ont fait bénéficier, et qui m'a permis de continuer mes recherches pendant ces deux dernières années.

INTRODUCTION

L'intestin des Insectes a fait l'objet de très nombreux travaux aux points de vue histologique et physiologique. Cependant j'ai été conduit, comme on le verra, à contester quelques-uns des résultats obtenus par mes devanciers, et même certaines notions devenues classiques. On pourrait penser que le matériel que j'ai étudié, présente des phénomènes exceptionnels. En réalité, la divergence entre les résultats de mes devanciers et les miens, est due plutôt à une différence dans les méthodes de travail.

D'après les indications fournies dans leurs mémoires, les auteurs ont généralement exécuté leurs recherches dans les conditions suivantes :

1) Ils ont négligé l'étude biologique préalable de leur matériel : ils ont étudié directement l'intestin d'Insectes récoltés dans la nature, et dont ils ne pouvaient préciser, ni l'âge, ni les conditions de vie.

2) La grande majorité des Insectes qui ont été étudiés, sont saisonniers, c'est-à-dire qu'il était difficile aux chercheurs de disposer constamment d'un matériel abondant. Ainsi les auteurs ont été amenés à faire porter leurs observations sur un nombre très restreint d'individus.

3) Avec un matériel insuffisant, il n'est pas aisé de suivre pas à pas tous les stades d'un phénomène complexe : c'est sans doute pour cette raison que les auteurs ont souvent série d'une façon arbitraire les divers aspects qu'ils constataient, sans tenir compte des conditions biologiques.

4) Chez les Insectes holométaboliques, les éléments de l'intestin, comme ceux des autres organes, subissent leur évolution complète au cours de quatre phases successives : embryonnaire, larvaire, nymphale et adulte. Cette évolution est d'ailleurs plus complète pour l'intestin que pour les autres organes. Or, les auteurs n'ont presque toujours étudié l'épithélium

intestinal que dans une de ces phases. Aussi les vues qu'ils essaient de tirer de ces données fragmentaires sont-elles souvent erronées.

5) Enfin, les techniques histologiques classiques, surtout la coloration utilisée par les auteurs, ne sont pas toujours bien appropriées à l'épithélium intestinal, dont l'étude n'est pas des plus faciles.

On verra que nous avons cherché à éviter ces différents défauts.

Les teignes des ruches d'abeilles sont des animaux faciles à élever. A une température constante, elles se multiplient en toute saison et présentent une génération complète en 8 semaines environ. C'est un excellent matériel de laboratoire pour des études expérimentales ou histologiques. Par des observations journalières poursuivies pendant deux années, j'ai d'abord étudié la biologie de ces animaux, en particulier la croissance des chenilles, en rapport avec l'âge et les conditions de la mue.

Tous les individus étudiés ont été pris dans des conditions biologiques bien déterminées. En général, j'ai isolé des chenilles à partir d'une mue, et je les ai fixées ensuite à divers intervalles, séparés par deux ou trois heures, jusqu'à la mue suivante. J'ai pu suivre ainsi l'évolution des cellules intestinales dans tous les stades de la vie de l'animal.

Le nombre des chenilles de divers âges que j'ai étudiées histologiquement, dépasse deux mille et il faut y ajouter un millier d'embryons et autant de chrysalides. En outre, j'ai pratiqué souvent l'examen sur les tissus frais.

Comme chez la plupart des papillons, la vie adulte est très courte et l'ingestion de nourriture est limitée à la période larvaire. L'évolution histologique de l'intestin chez nos teignes n'offre pas de caractères très intéressants chez les adultes, mais elle est au contraire, particulièrement complexe chez les chenilles, notamment dans l'intestin moyen.

Si on a étudié beaucoup l'histogénèse de l'épithélium intestinal au cours de la métamorphose des Insectes, la même recherche n'a pas encore été faite chez les larves, bien qu'on y ait signalé assez souvent des rénovations épithéliales dans l'intestin moyen.

Dans le présent mémoire, nous étudierons l'histogénèse lar-

vaire de l'intestin, d'une manière aussi précise que l'histogenèse nymphale. Nous envisagerons d'abord l'édification de l'épithélium de l'intestin larvaire à partir du développement des petites cellules basales. Nous examinerons ensuite les diverses phases du fonctionnement des cellules épithéliales différenciées, puis leur dégénérescence dans chacune de ces phases. Nous suivrons ainsi, stade par stade, pendant la vie larvaire, l'évolution complète des cellules épithéliales, depuis leur naissance jusqu'à leur destruction. De la même façon, nous envisagerons l'histogénèse de l'épithélium et l'évolution des cellules qui le constituent au cours de la métamorphose, chez l'adulte et même chez l'embryon.

Enfin, nous préciserons l'activité des petites cellules basales et ses rapports avec l'histogénèse et les renouveaux de l'épithélium aux différents stades de la vie.

Les insectes appelés vulgairement *teignes des ruches* comprennent deux espèces différentes : *Galleria mellonella* L. et *Achroia grisella* F. L'objet principal de ce mémoire est *Galleria mellonella*. J'ai entrepris plus tardivement une étude parallèle pour *Achroia*, dont je n'exposerai ici que les résultats relatifs à l'intestin des chenilles.

TECHNIQUE HISTOLOGIQUE

Le procédé qui consiste à fixer l'intestin des Insectes isolé du corps, ou à en fixer un morceau seulement, après l'avoir vidé de son contenu, est défectueux, car il peut provoquer des altérations dans l'histologie et la structure de l'épithélium intestinal. J'ai donc toujours fixé l'animal en entier.

Les chenilles ont été, avant la fixation, anesthésiées par le chloroforme ou l'éther. Je les plongeais dans le liquide après avoir pratiqué d'abord une incision le long des parois latérales du corps et une petite section aux deux extrémités de l'animal. J'agrandissais ensuite progressivement l'incision latérale.

Pour fixer les chrysalides sans provoquer la sortie brusque du sang, qui peut déterminer des modifications dans la position normale des organes, j'ai utilisé assez souvent le procédé habituel : immersion préalable des chrysalides dans de l'eau chaude à 60°-70° pendant quelques minutes, ce qui provoque la coagulation du sang ; puis ablation des téguments et fixation en totalité.

Nous verrons que, pour étudier les phénomènes morphologiques et histologiques qui se passent dans l'intestin moyen au cours de la métamorphose, il est indispensable de connaître l'âge exact des chrysalides. Comme il est impossible d'observer le moment exact de la mue nymphale à travers le cocon, à cause de son épaisseur, j'ai procédé de la façon suivante. Je détruisais le cocon à moitié filé et j'en faisais sortir la chenille. Les chenilles extraites continuaient à filer, mais donnaient alors des cocons minces et suffisamment transparents pour permettre l'observation de l'animal.

Malgré l'emploi des divers procédés connus pour ramollir la coque de l'œuf, je ne suis pas arrivé à obtenir dans de bonnes conditions des coupes d'embryons aux premiers jours du développement. J'ai fixé seulement des embryons à des stades assez avancés. A l'aide d'une aiguille, j'ouvrais l'œuf sous le micros-

cope binoculaire, pour en tirer l'embryon entier, qui se collait facilement à l'extrémité d'un instrument.

Pour bien recueillir les œufs et contrôler la durée du développement embryonnaire, j'isolais des couples de papillons dans des flacons contenant du papier plissé. La ponte est déposée sur le papier, où on peut l'examiner au binoculaire.

Parmi les différents fixateurs que j'ai essayés, ce sont les liquides composés à base de picro-formol (liquides de Bouin, de Duboscq et de Hollande), et les fixateurs osmiques (surtout le liquide de Flemming), qui m'ont donné les résultats les plus satisfaisants et dont je me suis servi constamment.

Pour la recherche des substances grasses, les pièces étaient fixées par le liquide de Flemming, ou bien d'abord par le liquide de Bouin et imprégnées ensuite à froid pendant une quarantaine d'heures par une solution d'acide osmique à 1,5 0/0.

L'inclusion était faite de la manière ordinaire. Toutefois, pour les pièces servant à l'étude de graisses, j'ai employé, à la place du toluène, la ligroïne.

Les coupes étaient généralement exécutées à une épaisseur de 6 μ , ce qui permet à la fois l'étude de la structure des petites cellules basales et celle des cellules épithéliales fonctionnelles de l'intestin moyen, qui d'ailleurs sont peu volumineuses. Pour certaines recherches seulement, j'ai fait des coupes soit à 3 μ , soit à 10 μ ou 13 μ .

L'épithélium intestinal, surtout dans la phase larvaire, ne se prête pas très bien à la coloration par les méthodes classiques.

Parmi les colorants basiques, il faut préférer le glychémalun à l'hématoxyline ; celle-ci ne permet pas de distinguer nettement les diverses catégories d'enclaves acidophiles du noyau et du cytoplasme ; de même, le rouge magenta est préférable à la safranine, cette dernière donnant aux forts grossissements une teinte beaucoup moins vive.

Parmi les colorants acides, ni l'éosine, ni l'acide picrique ne conviennent bien : ils ne colorent que vaguement les enclaves acidophiles, les membranes cellulaires, les bordures en brosse, etc. ; ils ne permettent pas de déceler les phénomènes importants de la différenciation des cellules caliciformes à partir des cellules basales, ni de mettre en évidence la structure

de ces cellules fonctionnelles. La fuchsine acide et le vert lumière donnent, au contraire, toujours de bons résultats.

J'ai été amené à créer, à l'aide des colorants choisis, des méthodes de coloration spécialement destinées à mon étude.

1. *Trichromique : magenta, acide picrique, vert lumière.*

Je prépare les solutions suivantes :

a) solution saturée de rouge magenta dans l'alcool absolu ou l'alcool à 95°, diluée 5 fois par de l'eau distillée ;

b) solution aqueuse saturée d'acide picrique ;

c) solution aqueuse de vert lumière à 1 0/00.

1° *Pour les coupes fixées sans acide osmique :*

Colorer à froid pendant 10 minutes par la solution a, laver à l'eau courante pendant 10 minutes pour enlever les dépôts du colorant. Rincer ensuite à l'eau distillée.

Colorer par la solution b, pendant 10 à 15 minutes.

Rincer à l'eau distillée.

Passer rapidement les coupes dans la solution c, pendant 5 secondes environ.

Rincer ensuite à l'eau distillée et différencier par l'alcool à 95°, jusqu'à ce que le colorant ne se dissolve plus.

Passer assez rapidement dans l'alcool absolu, puis dans le toluène.

2° *Pour les coupes fixées avec l'acide osmique :*

Colorer à froid 8 minutes par la solution a, différencier fortement par l'alcool à 95°, jusqu'à ce que les coupes prennent une teinte rose pâle.

Colorer par la solution b, pendant 10 minutes, puis par la solution c, 2 minutes.

Il est bon d'examiner les coupes au microscope pendant la différenciation du magenta et pendant la coloration par le vert lumière.

Après cette coloration trichromique, les noyaux apparaissent en rouge vif, le cytoplasme en jaune, en brun, ou en rosé, suivant les catégories de cellules ; les membranes cellulaires et les bordures en brosses, en vert.

Ce trichromique peut être employé après toutes les fixations. En particulier, il constitue une des meilleures colorations pour les pièces fixées par les liquides à base d'acide osmique.

Son inconvénient est qu'il se produit parfois une décoloration rapide du vert lumière. Cependant, parmi les préparations traitées par cette méthode depuis 2 ou 3 ans, la plupart conservent encore une teinte suffisante. Un montage spécial permet d'éviter la décoloration. Après le passage au toluène, les coupes sont lavées dans un toluène saturé d'acide salicylique, puis montées dans le baume neutre (marque Microcolor).

En général, ce sont les coupes fixées au Flémming qui conservent le mieux la teinte de ce trichromique.

II. *Glychémalun-fuchsine acide.*

Après la coloration par le glychémalun, colorer à chaud par une solution à 20 0/0 de fuchsine acide dans l'eau saturée d'aniline.

On peut ajouter, pour mieux faire ressortir la teinte de la fuchsine acide, une légère teinte d'un autre colorant ; l'éosine ou le vert lumière par exemple.

CHAPITRE PREMIER

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

Galleria mellonella L., ainsi que *Achroia grisella* F., sont des Lépidoptères de la famille des Pyralides. Les chenilles de ces deux espèces ont un régime alimentaire tout particulier : elles se nourrissent de cire d'abeilles. Leur parasitisme dans les ruches cause des dommages importants à l'apiculture. Les moyens de lutte contre ces animaux ont fait l'objet de nombreuses recherches. Les deux espèces, bien que leurs caractères morphologiques soient bien distincts, sont souvent désignées, sous le même nom de *Galleria*. Très peu de travaux ont été consacrés spécialement à l'*Achroia grisella* et ce Lépidoptère est ainsi peu connu.

Galleria mellonella, au contraire, a été bien étudiée depuis assez longtemps et les chenilles de cette espèce ont été utilisées pour des expériences très variées, notamment pour l'étude de l'immunité, par S. METALNIKOFF. Cet auteur, dans un travail datant de 1908, a effectué d'intéressantes expériences sur la nutrition des chenilles de *Galleria*, accompagnées de quelques observations biologiques et d'un exposé histologique très sommaire, relatif aux divers organes de la chenille, y compris l'intestin. Quoique brève, l'étude histologique de METALNIKOFF était le seul travail de cette nature relatif aux chenilles de *Galleria* ; mais le point de vue histologique n'était évidemment qu'accessoire pour METALNIKOFF.

Développement. — Mon élevage est effectué dans une étuve réglée à 30°-32°, température optima pour *Galleria*. Dans ces conditions, une génération complète de *Galleria* dure 8 semaines environ. Voici comment cette durée se décompose :

Le développement embryonnaire dans l'œuf dure 6-8 jours.

La vie active de la chenille, de l'éclosion au début du filage du cocon, dure 25 jours.

La chenille passe dans le cocon, jusqu'à la dernière mue larvaire (mue nymphale), 4-5 jours.

La nymphose dure 8-9 jours.

La vie du papillon dure 5-10 jours.

La durée de chacune de ces époques peut varier beaucoup avec la température d'élevage. La durée de la vie active des chenilles dépend aussi beaucoup de la quantité de nourriture qui leur est offerte.

Croissance. — METALNIKOFF (*l. c.*, p. 494) a observé que « les chenilles croissent vite dans des conditions favorables. Au bout d'une semaine, elles atteignent 5 à 8 millimètres, au bout de 15 jours, 1 centimètre. Trois semaines après leur sortie de l'œuf, elles atteignent leur limite de croissance, c'est-à-dire de 28 à 30 millimètres ». Comme METALNIKOFF n'a pas indiqué exactement à quelle température il effectuait ses élevages, les différences entre ces données et les miennes sont difficiles à interpréter.

Pour étudier la croissance des chenilles de *Galleria*, j'enferme dans un sac de papier des papillons des deux sexes. J'obtiens ainsi des pontes que je transporte chacune dans un bocal, avec de la cire soigneusement stérilisée, pour être sûr que les chenilles que j'observerai par la suite dans chaque bocal proviennent toutes d'une même ponte, d'âge connu. Je surveille journellement ces élevages.

Au bout de 6-8 jours, les chenilles éclosent. Elles mesurent seulement 1 millimètre, et sont de teinte pâle et très actives. Pendant les premiers jours, elles croissent très lentement et atteignent à peine 3 millimètres après une semaine. Au bout de 2 semaines, la longueur des chenilles est de 8 millimètres environ; au bout de 3 semaines, de 17 millimètres. A partir de ce moment et jusqu'au début du filage du cocon, c'est-à-dire pendant 4 à 5 jours, les chenilles augmentent considérablement de volume et s'allongent en moyenne de 2 millimètres par jour. Elles peuvent ainsi atteindre une taille maxima de 26 à 28 millimètres.

A ce moment, les chenilles femelles se distinguent des mâles

par leur volume plus considérable et leur aspect charnu.

Le filage du cocon dure plus de deux jours. A partir du début du filage, la longueur des chenilles diminue progressivement et tombe, le jour de la dernière mue larvaire, à 15 millimètres et même à 13 millimètres. Le volume des chenilles se réduit en même temps que leur longueur. La longueur de 13 à 15 millimètres sera celle de la chrysalide et du papillon.

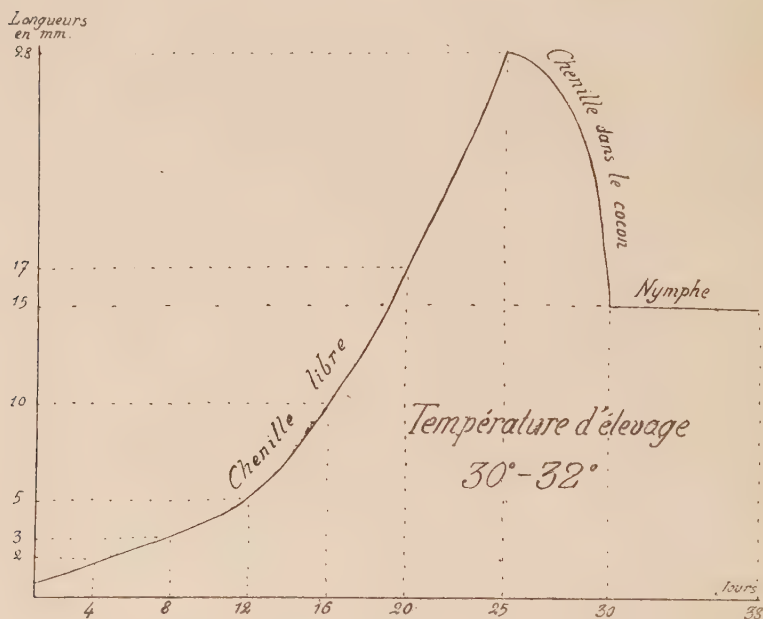


Fig. I. — Courbe représentant la croissance de la chenille de *Galleria*.

Cette réduction rapide de la taille est due principalement à deux causes : 1° une diminution de la turgescence du corps, à la suite de la résorption et de l'évacuation de certaines substances, par exemple du contenu de l'intestin, de celui des glandes séricigènes, et 2° une courbure de l'extrémité céphalo-thoracique vers la face ventrale, qui s'effectue peu de temps avant la dernière mue larvaire (mue nymphale).

Je donne ci-dessus une courbe (fig. 1) représentant la croissance moyenne des chenilles de *Galleria* à 30-32°. Les jours sont portés en abscisses et les longueurs du corps en ordonnées.

J'ai montré dans mon premier mémoire que, si on prive de

nourriture des chenilles de *Galleria* 3 ou 4 jours avant le filage du cocon, ces chenilles, dont la longueur n'a que les deux tiers de celle qu'elles sont susceptibles d'atteindre, peuvent se transformer en chrysalides de taille très réduite, puis finalement en petits papillons. J'ai quelquefois rencontré dans mes élevages des papillons de *Galleria* aussi petits que ceux que j'obtenais dans mes expériences d'inanition. Je pense qu'ils sont produits sous l'influence des mêmes conditions, c'est-à-dire que la nourriture s'est trouvée accidentellement leur faire défaut dans les 3 ou 4 jours qui précèdent le filage du cocon. La taille des papillons dépend uniquement des conditions de nutrition réalisées pendant cette courte période.

La mue et l'aspect des chenilles à l'approche des mues. — Les chenilles de *Galleria mellonella* peuvent filer de la soie en quantité notable à partir d'une semaine ou d'une dizaine de jours après la naissance. A partir de ce moment, elles fabriquent de temps en temps une enveloppe tubulaire soyeuse. Cette enveloppe atteint généralement plusieurs fois la longueur de la chenille qui s'y trouve enfermée, et est souvent si épaisse que la chenille s'aperçoit difficilement par transparence. METALNIKOFF appelle « galerie » cette enveloppe tubulaire de soie. D'après cet auteur, les chenilles passeraient tout leur temps à l'intérieur de leur galerie et n'en sortiraient qu'au moment de filer leur cocon. Sans cette « habitation toute spéciale », dit-il (*l. c.*, p. 494), elles « seraient sans difficulté tuées et détruites par les abeilles ». J'ai observé, au contraire, que les chenilles ne restent pas constamment dans leur enveloppe de soie. Il n'est pas rare de voir des chenilles de différents âges se promener à la surface des rayons de cire. En outre, lorsqu'on brise doucement un morceau de cire pris dans un bocal d'élevage, on trouve un grand nombre de chenilles libres, actives, et sans enveloppe de soie. Cette enveloppe de soie, pas plus que le cocon d'ailleurs, ne me paraît constituer une protection efficace. En effet, dans les élevages où la cire est épuisée, les chrysalides, les chenilles dans leur cocon, et aussi celles qui sont enfermées dans un tube de soie, sont souvent attaquées et mangées par les chenilles de *Galleria* libres, plus actives. Au contraire, les chenilles libres et actives ne se mangent pas entre

elles, même si elles sont privées momentanément de nourriture.

Souvent, on constate que des chenilles tirées de leur enveloppe restent plus ou moins immobiles : elles sont alors proches d'une mue. Les chenilles qui vont muer ou qui muent sont d'ailleurs toujours dans une enveloppe tubulaire. Je pense donc que l'enveloppe soyeuse des chenilles a une signification analogue à celle du cocon, que sa sécrétion est en rapport avec des modifications encore inconnues de la physiologie de l'animal au moment des mues, et qu'elle offre une protection à la chenille qui vient de muer et dont les téguments sont encore mous.

Chez les chenilles jeunes, d'une taille inférieure à 6 millimètres environ, le tégument ne subit pas de changement appréciable de couleur dans l'intervalle des mues. Chez les chenilles plus âgées, on peut, au contraire, constater des changements de teinte pendant cet intervalle, et ces changements sont d'autant plus marqués que les chenilles sont plus âgées. Après la mue, la peau des chenilles qui dépassent 8 millimètres est noirâtre. Puis cette teinte noire s'efface graduellement et passe par le gris jaunâtre. Le 4^e jour après la mue, la chenille est jaune pâle. C'est ce 4^e jour que la chenille doit subir une nouvelle mue. Quant aux jeunes chenilles, elles sont jaunâtres et deviennent seulement plus pâles le jour de la mue.

Outre les variations globales de la couleur du corps chez les chenilles assez grandes, j'ai observé des variations très précises de la couleur et de l'aspect de la partie antérieure dans l'intervalle des mues, ces dernières variations étant perceptibles quel que soit l'âge de la chenille.

Chez une chenille qui vient de muer, la partie antérieure (tête et prothorax) est blanchâtre et devient jaune une heure ou une heure et demie après la mue. Si l'on observe à ce moment une chenille au microscope binoculaire, on constate que la partie dorsale du premier segment thoracique est en entier constituée par un fort écusson de la même couleur que la tête. Le bord antérieur de cet écusson est au contact immédiat de la tête, de sorte qu'à l'œil nu, la partie antérieure dorsale du corps se présente comme une pièce unique, d'une teinte jaune uniforme (fig. II, A). A ce moment, le prothorax est

sensiblement de même largeur que la tête, de sorte qu'à l'œil nu la tête ne se distingue pas par ses dimensions du reste du corps. Cet aspect de la partie antérieure du corps se maintient un certain temps après la mue, au moins une quinzaine d'heures chez les jeunes, moins longtemps chez les chenilles âgées. Puis, chez les chenilles jeunes, on voit apparaître, à la partie antérieure dorsale du prothorax, une bande blanche (fig. II, B), qui s'élargit progressivement, en même temps que l'écusson jaune de chitine épaisse se réduit. Au jour de la mue, l'aspect est celui qu'indique la figure II, C. L'écusson jaune est réduit à une bande assez étroite. En même temps, le thorax

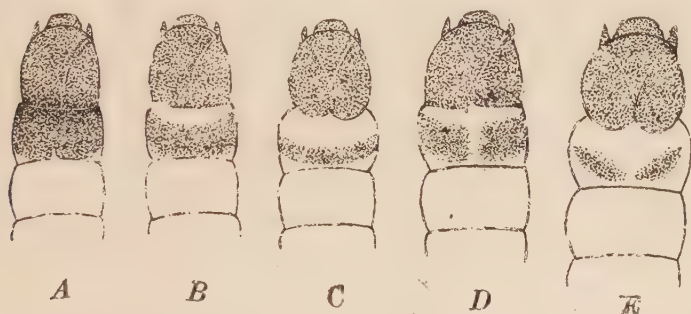


Fig. II. — Aspects successifs de la partie antérieure de la chenille de *Galleria* dans l'intervalle des mues. A-C, chez la chenille jeune ; D, E, chez la chenille âgée.

s'est élargi, tandis que la tête a conservé ses dimensions primitives. A l'œil nu, la tête paraît donc sensiblement plus étroite que le thorax. Une jeune chenille à cet état muera de nouveau dans les 24 heures.

Chez les chenilles plus âgées, à partir d'une longueur de 10 millimètres, les phénomènes sont essentiellement les mêmes que chez les jeunes, mais il apparaît en outre, en même temps que la bande blanche, une autre bande blanche perpendiculaire à la première (fig. II, D). Ces deux bandes figurent un T, dont les branches s'élargissent continuellement. L'écusson jaune fortement chitinisé du prothorax est ainsi divisé en deux taches, qui se réduisent graduellement. La figure II, E représente une chenille âgée le jour de la mue. On voit que, comme chez les chenilles jeunes, le thorax a augmenté de largeur, de

sorte que la tête paraît, même à l'œil nu, sensiblement plus petite que le thorax.

En résumé, on peut être certain qu'une chenille de *Galleria* est au jour de la mue, si elle présente les caractères suivants : 1° elle se trouve à l'intérieur d'un tube de soie et son activité est réduite, 2° sa tête est sensiblement plus étroite que le thorax, 3° la partie dorsale du prothorax est blanche dans sa moitié antérieure et présente seulement dans la partie postérieure, chez les jeunes, une bande jaune assez étroite (fig. II, C), chez les chenilles âgées deux taches jaunes séparées (fig. II, E).

Enfin, on peut déterminer approximativement l'âge des chenilles par rapport aux mues par l'examen du degré de réduction de l'écusson jaune de la partie dorsale du prothorax, et, en outre, chez les chenilles âgées seulement, par l'étude de la teinte de l'ensemble du corps.

Je dois ajouter que je ne suis pas encore arrivé à déterminer le nombre précis des mues que subissent les chenilles de *Galleria* pendant toute leur vie. Lorsque les chenilles ont atteint une taille de 7 millimètres, elles muent assez régulièrement tous les quatre jours.

Selon CHASE ⁽¹⁾, les chenilles de *Galleria* subiraient, en général, 8 à 9 mues jusqu'à la nymphose (température d'élevage : 35°). Elles mueraient à des intervalles très proches lorsqu'elles sont très jeunes.

Achroia. — Le développement postembryonnaire d'*Achroia grisella* semble être un peu plus long que celui de *Galleria*. D'autre part, les chenilles d'*Achroia* peuvent se développer à une température plus basse que celle de *Galleria*. Ainsi, j'ai remarqué souvent que les chenilles d'*Achroia* se développent bien dans les rayons de cire conservés dans une salle à une température d'environ 15°. Cependant elles n'arrivent pas à se métamorphoser et restent assez longtemps immobiles dans leur

(1) Le travail de CHASE, publié en 1921, n'est parvenu à ma connaissance qu'au début de l'année 1929, d'après l'indication du *Zoological Record*, 1927.

J'ai eu connaissance de la même manière du travail d'ANDREWS (1921), qui a étudié les relations entre la température d'élevage (entre 24° et 45°) et la durée de la vie chez *Galleria*.

cocon, si on ne les transporte pas à la température normale d'élevage.

A la température de mes élevages, *Achroia*, comme *Galleria*, se multiplie en toute saison.

Les chenilles d'*Achroia* n'atteignent qu'une longueur de 17 millimètres environ. Elles sont grêles, de teinte jaune pâle ou blanche. Il est difficile de distinguer les jeunes chenilles d'*Achroia* de celles de *Galleria*. Mais j'ai noté (1928) que les chenilles d'*Achroia* possédaient un intestin antérieur d'une structure toute particulière. Leur œsophage se compose, du côté ventral, de cellules extrêmement allongées et de cellules géantes, tandis que, chez *Galleria*, les cellules œsophagiennes sont toutes de même taille et très aplaties. Cette différence histologique permet de distinguer toujours sur les coupes les deux espèces de chenilles.

Les chenilles d'*Achroia* filent aussi de temps en temps une enveloppe soyeuse, sur laquelle se collent souvent des excréments. D'ailleurs, on les trouve toujours dans cette enveloppe, lorsqu'elles sont immobiles, à l'approche d'une mue.

Elles possèdent également, sur le premier segment thoracique, un écusson chitineux, qui subit entre deux mues consécutives une régression analogue à celle que je viens de décrire pour *Galleria*. De plus, leur tête apparaît aussi sensiblement plus étroite que le thorax, à l'approche des mues.

Ces caractères (l'aspect de l'écusson chitineux et les dimensions relatives de la tête et du thorax), qui permettent de distinguer les chenilles proches d'une mue, doivent être très répandus chez les Microlépidoptères, car je les ai retrouvés chez les chenilles d'*Ephestia Kuehniella* Zeller.

CHAPITRE II

STRUCTURE ET HISTOGENÈSE DE L'INTESTIN MOYEN LARVAIRE

Chez les chenilles de *Galleria*, le tube digestif présente la structure typique qu'il a chez les larves de Lépidoptères. Il se divise en trois parties : l'intestin antérieur, l'intestin postérieur et l'intestin moyen. Ce dernier est le plus long et le plus volumineux ; il occupe environ la moitié de la longueur totale de la chenille ; les deux autres parties occupant sensiblement chacune un quart de cette longueur.

Durant toute la vie active des chenilles, les trois parties de l'intestin suivent l'accroissement général de l'animal et gardent toujours les mêmes proportions relativement à la longueur de la chenille.

§ 1. — Structure de l'épithélium.

Historique sommaire. — D'une manière générale, l'épithélium de l'intestin moyen des Insectes, qu'ils subissent ou non des métamorphoses, se compose, à l'état larvaire et même à l'état adulte, de deux sortes de cellules. Une première catégorie comprend des cellules petites, situées à la base de l'épithélium et souvent disposées en groupes. Ces petites cellules basales ont reçu divers noms : cellules de régénération, cellules de remplacement, cellules mères de l'épithélium, cellules germinatives, ou encore cellules imaginaires. Les groupements qu'elles forment ont été désignés sous les noms de cryptes, îlots ou nids. Les cellules de la seconde catégorie, qui constituent la masse principale de l'épithélium sont relativement grandes ; ce sont les cellules épithéliales proprement dites, ou cellules épithéliales fonctionnelles. Dans la présente étude, nous désignerons les cellules de la première catégorie

sous le nom d'*histoblastes* ou *cellules basales* et leurs groupements sous le nom de *nids*. On trouvera, dans le dernier chapitre de ce travail, les raisons qui justifient cette appellation.

Tous les auteurs sont d'accord sur ce point, que les cellules épithéliales fonctionnelles se présentent toutes, chez les différents groupes d'Insectes autres que les Lépidoptères, et aux différents stades du développement, sous une forme unique : forme plus ou moins cylindrique, avec une bordure en brosse à la surface apicale.

Chez les chenilles de Lépidoptères, la structure de l'épithélium fonctionnel de l'intestin moyen est toujours un sujet de discussions entre les auteurs. D'après les uns, l'épithélium fonctionnel aurait la structure dite homomorphe, c'est-à-dire que, comme dans les autres groupes d'Insectes, il serait composé d'une seule catégorie de cellules de forme cylindrique ; mais, ces cellules cylindriques seraient susceptibles de prendre l'aspect caliciforme, en creusant leur partie apicale d'une cavité. Selon les autres auteurs, l'épithélium fonctionnel aurait la structure dite dimorphe : il serait réellement composé de deux catégories indépendantes de cellules, dénommées respectivement cellules cylindriques et cellules caliciformes. La discussion complète de ce point sera présentée au paragraphe suivant.

Structure de l'épithélium chez les chenilles de Galleria. — L'intestin moyen a une forme cylindrique chez les chenilles très jeunes. Il prend ensuite la forme d'une massue à gros bout antérieur. Son épithélium est lisse pendant les premiers jours qui suivent l'éclosion de la chenille et il se plisse ensuite de plus en plus, au fur et à mesure que la chenille avance en âge. Chez les chenilles âgées, on voit même se produire des plissements secondaires de la surface des grands plis.

Dès l'éclosion de la chenille, l'épithélium de l'intestin moyen (fig. III, A) est constitué par de petites cellules basales (*p*) et de grandes cellules fonctionnelles, qui se rangent déjà en deux catégories : cellules cylindriques et cellules caliciformes. Les cellules basales sont d'abord isolées, intercalées entre les pieds des cellules fonctionnelles, et on voit ensuite à leur place de petits groupes de cellules ou nids. Par la suite, elles se trou-

vent toujours groupées en nids. L'évolution des cellules des nids au cours de toute la vie larvaire, sera exposée en détail dans le chapitre V.

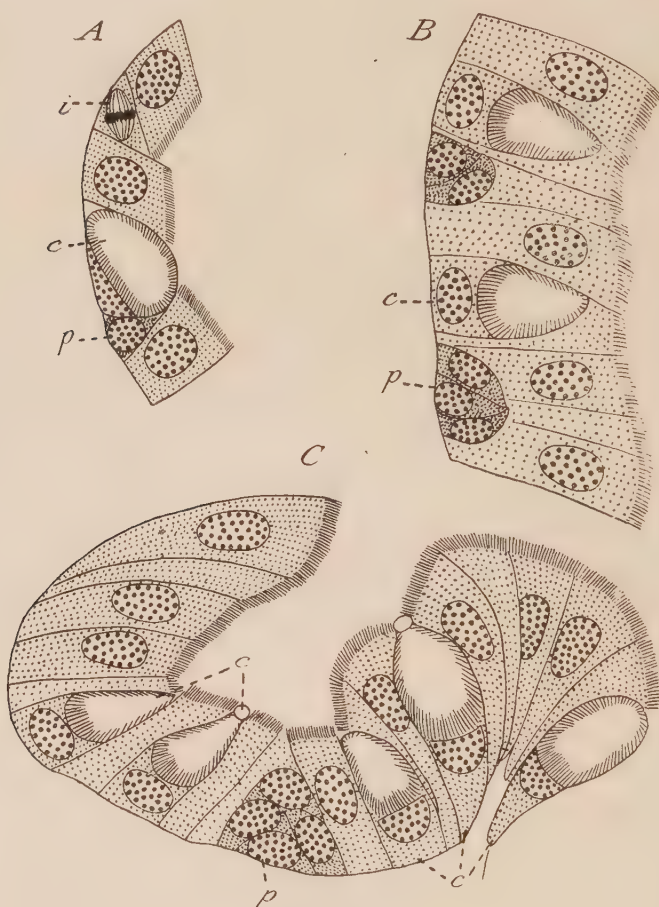


Fig. III. — Epithélium de l'intestin moyen de chenille de *Galleria* aux divers stades de la vie. $\times 1100$. A, chez la chenille au jour de l'éclosion ; B, quelques jours après ; C, deux semaines après ; c, cellules caliciformes ; i, mitose de petites cellules basales, p.

Les deux catégories de cellules fonctionnelles se trouvent intimement mêlées les unes aux autres sur toute l'étendue de l'intestin moyen et on peut les observer pendant toute la vie larvaire.

Dans l'intestin (fig. III, A) de chenilles qui viennent d'éclore,

les cellules cylindriques sont relativement peu élevées : elles ne mesurent en moyenne que 10 à 12 μ de long, sur 8 μ de large. Les cellules caliciformes (*c*) sont beaucoup plus larges ; leur partie apicale est creusée d'une énorme cavité, tapissée d'une couche de protoplasme radié. Leur noyau est, à ce moment, très aplati, concave vers le fond de la cavité, auquel il se trouve accolé.

Chez les chenilles prises quelques jours après leur naissance, alors que l'épithélium (fig. III, B) n'est pas encore notablement plissé, les cellules cylindriques sont plus volumineuses que précédemment : elles ont une longueur de 18 à 20 μ , sur une largeur de 8 à 10 μ , leur noyau est ovoïde, situé à peu près au milieu de la cellule. Les cellules caliciformes ont sensiblement les mêmes dimensions.

Dans l'épithélium fortement plissé (fig. III, C), les plis délimitent des sortes de coupes, que nous désignerons sous le nom de *cryptes épithéliales*. Le fond de chaque crypte épithéliale est très large ; on y trouve un groupe, ou nid de petites cellules basales. Les parois de la crypte sont composées des deux catégories de cellules fonctionnelles, qui présentent des formes un peu différentes, suivant leur éloignement du fond de la crypte. Les cellules fonctionnelles, placées près du sommet des plis, sont plus volumineuses et surtout plus allongées que les autres. Les cellules cylindriques de cette région se présentent comme un pavillon de cor de chasse et, en coupe, comme un éventail : leur largeur diminue progressivement vers la base. Leur noyau peut devenir piriforme. Elles mesurent de 20 à 26 μ de longueur ; c'est la longueur maxima que puisse atteindre cette catégorie de cellules à l'état normal, durant toute la vie larvaire. Les cellules caliciformes du sommet des plis ont, en fait, aussi la forme du pavillon de cor de chasse. Au fond des cryptes, les cellules fonctionnelles sont moins développées : les cellules cylindriques sont réellement cylindriques, tandis que les cellules caliciformes ont une forme de coin à base élargie. Ajoutons que la cavité des cellules caliciformes est toujours ouverte par un petit orifice au niveau du bord libre des cellules cylindriques. Ces dernières portent généralement une bordure en brosse à leur surface apicale.

Toutes les cellules fonctionnelles des cryptes épithéliales se

recouvrent plus ou moins. Plus les cellules se rapprochent du sommet des plis, plus elles sont recourbées sur elles-mêmes.

Les cellules fonctionnelles des deux catégories ne sont pas permanentes : elles se détruisent de temps en temps dans l'intervalle des mues, et l'épithélium fonctionnel subit des rénovations continues et partielles. En outre, les cellules fonctionnelles des deux catégories se détachent simultanément à l'approche de chaque mue et, à ce moment, a lieu toujours une rénovation totale de l'épithélium fonctionnel. Ces rénovations partielles et totales, dont je parlerai encore dans le chapitre V, sont toujours dues à la prolifération des petites cellules basales qui se répète durant toute la vie larvaire.

§ 2. — Histogenèse de l'épithélium fonctionnel.

Bien qu'on ait souvent signalé, chez les larves d'Insectes, des rénovations partielles de l'épithélium de l'intestin moyen, parfois même des rénovations totales (voir chapitre V), analogues à celle qu'on a généralement reconnu au début de la métamorphose, l'histogenèse épithéliale n'a jamais été bien étudiée. Une telle étude a une grosse importance, non seulement pour connaître l'édification de l'épithélium larvaire et l'évolution des petites cellules basales, mais aussi la signification des rénovations successives aux divers stades de la vie. Chez les Lépidoptères, cette étude présente une importance toute particulière : les données des auteurs sur la structure des cellules épithéliales n'ayant pas permis de résoudre la question de la structure homomorphe ou dimorphe de l'épithélium, il ne nous reste qu'un moyen de trancher la question, c'est d'étudier la différenciation des cellules basales au moment de la rénovation épithéliale, pour voir si elles se différencient directement en une ou deux catégories de cellules fonctionnelles.

Différenciation des petites cellules basales. — Chez *Galleria*, en raison de la rénovation totale de l'intestin moyen à chaque mue larvaire, il y a une histogenèse périodique. Au cours de ce dernier processus, on peut suivre, stade par stade, le développement et la différenciation des cellules basales.

Lorsqu'on examine l'intestin moyen d'une chenille de *Galle-*

ria à l'approche d'une mue, par exemple de celle qui a lieu à une taille de 9 millimètres environ, on constate que les cellules fonctionnelles des deux catégories se présentent à un moment donné toutes en état de dégénérescence. Aussi les cellules des cryptes épithéliales constituent-elles une couche claire, lézardée (*épd*, Pl. I, fig. 1, 2, 4), surmontant une couche sombre composée des petites cellules des nids. Pendant que les cryptes s'effacent, par suite du détachement de la couche claire, les cellules basales, groupées en nids, évoluent activement.

Dans l'intestin des chenilles de cet âge, les nids sont composés chacun d'une quinzaine d'éléments étroitement imbriqués (Pl. I, fig. 1). Ces éléments ont la forme d'un croissant à extrémités effilées. Leur noyau est situé au milieu de la cellule, dans la partie renflée. Avant la différenciation, les éléments de chaque nid augmentent de volume, tout en conservant la même structure et un protoplasme d'aspect homogène. La différenciation débute avant même que la couche des cellules fonctionnelles dégénérées ait complètement disparu.

Dès le début de la différenciation, on voit certains éléments d'un nid conserver un protoplasme uniformément homogène, tandis que, chez les autres, une des extrémités, la future extrémité apicale, se distingue du reste du protoplasme par l'apparition d'une striation plus ou moins vague (*c*, Pl. I, fig. 1). Ainsi, les deux catégories de cellules se trouvent ébauchées à partir des petits éléments indifférenciés, sans même que la disposition habituelle de ceux-ci ait été notablement modifiée.

Par la suite, les cellules du nid s'écartent les unes des autres comme les pièces d'un bouton floral qui s'ouvre (Pl. I, fig. 2, 3). En même temps, la différenciation striée du protoplasme, à l'extrémité d'une des catégories de cellules, se poursuit. Cette extrémité apicale (*c*, Pl. I, fig. 2) se comporte, pendant le redressement des cellules, comme un bec d'oiseau, effilé, courbé, qui s'élargira progressivement.

Quand le redressement des cellules est effectué, les deux catégories de cellules sont nettement distinctes (Pl. I, fig. 3). Certaines cellules de forme cylindrique, ont un protoplasme toujours uniforme, dont l'aspect est, à ce moment, légèrement filamenteux; ce sont de jeunes cellules cylindriques. A elles

s'entremêlent des éléments maintenant cunéiformes, dont la partie distale est formée de protoplasme strié : ce sont les cellules caliciformes au stade jeune.

Dans ces cellules caliciformes, le protoplasme strié, d'abord localisé à l'extrémité apicale, s'étend progressivement vers l'arrière, où se trouve le noyau. En même temps, les stries du protoplasme différencié prennent une disposition radiaire. Au milieu de la zone radiée, apparaît un sillon clair. Ce sillon devient ensuite une cavité, dont le volume augmente à mesure que la jeune cellule caliciforme grandit. Bientôt, cette cellule (c, Pl. I, fig. 3) se trouve constituée comme il suit : sa moitié apicale ou antérieure est creusée d'une cavité piriforme, revêtue d'une couche de protoplasme strié radiairement et s'ouvrant par un orifice, au milieu du bord libre des cellules cylindriques ; sa moitié basale ou postérieure est formée de protoplasme d'aspect filamenteux, semblable à celui des cellules cylindriques.

Les jeunes cellules cylindriques évoluent vers une forme en pavillon de cor de chasse, qui sera la dernière et que nous avons décrite plus haut. De plus, le protoplasme de leur couche apicale se différencie en des formations spéciales que nous étudierons au paragraphe III de ce chapitre.

Les jeunes cellules caliciformes continuent à augmenter de volume et à se modifier pour arriver à leur état définitif. Leur moitié basale, toujours constituée de protoplasme filamenteux, se rétrécit graduellement vers la base de la cellule, tandis que leur moitié apicale prend la forme d'une bouteille renflée, avec une large cavité et une paroi formée par la couche de protoplasme radié très épaisse (c, Pl. I, fig. 6). La bouteille s'ouvre par un col très court et très étroit. Le noyau de la cellule caliciforme est toujours situé à peu près en son milieu. D'abord arrondi, il s'aplatit ensuite et s'accolle au fond de la bouteille.

Edification du nouvel épithélium et formation des cryptes épithéliales. — Le nouvel épithélium s'ébauche avant que l'ancien soit complètement résorbé. D'abord relativement mince, il présente ensuite de petits plis saillants et serrés, à mesure que les jeunes cellules épithéliales se développent. Les plis sont formés par les bords des cryptes épithéliales. On peut

assister à la genèse de celles-ci au cours du développement des cellules basales.

Pendant le redressement des cellules des nids, qui sont d'abord fortement imbriquées, les pieds des cellules se trouvent, très serrés, sur une ligne basale légèrement courbée (Pl. I, fig. 2).

Lorsque les cellules sont redressées, elles forment immédiatement une petite crypte épithéliale à concavité peu accentuée (Pl. I, fig. 3). Les cellules ont beaucoup grandi et celles des bords de la crypte sont plus développées, ayant leur moitié apicale plus étendue. Sur une section oblique d'une crypte venant de se constituer (Pl. I, fig. 4), les cellules se trouvent coupées en fragments de formes variables, entre lesquels on voit de petits cercles clairs et isolés, représentant les parties apicales de jeunes cellules caliciformes.

Pendant que les jeunes cellules fonctionnelles continuent à augmenter de taille, la crypte qu'elles constituent grandit progressivement et sa concavité devient de plus en plus accentuée. Les cellules fonctionnelles, qui étaient précédemment sur les bords de la petite crypte, se trouvent maintenant au bord de la crypte bien développée, c'est-à-dire au sommet d'un pli. Ces cellules sont les plus évoluées de chaque crypte et ont acquis leur forme définitive (Pl. III, fig. 24, fig. III C).

La figure 3 (Pl. I) représente deux cryptes épithéliales arrivées à leur complet développement et coupées obliquement à différents niveaux, l'une A en son fond, l'autre B plus distalement. On voit que les cavités apicales des cellules caliciformes se présentent sous la forme de cercles beaucoup plus larges que précédemment et certaines ont atteint leur dimension définitive.

Ainsi, chacune des cryptes épithéliales que l'on observe dans l'intestin fonctionnel dérive du développement d'un nid. Les cellules du bord des cryptes sont dérivées des cellules indifférenciées les plus externes du nid ; celle du fond des cryptes dérivent des cellules les plus centrales. D'autre part, la formation des cryptes dans l'épithélium, ainsi que ses plis, résulte de l'augmentation considérable du nombre des cellules fonctionnelles, c'est-à-dire des petites cellules basales développées.

Différenciation des petites cellules basales chez les chenilles d'Achroia. — L'épithélium de l'intestin moyen des chenilles d'*Achroia grisella* a la même structure que celle que nous avons décrite pour l'épithélium de *Galleria*. Chez *Achroia*, l'épithélium est également plissé. Chaque crypte épithéliale est composée d'un groupe ou un nid de petites cellules basales et de cellules fonctionnelles des deux catégories, cylindriques et caliciformes. En général, ces cellules fonctionnelles sont plus longues que celles de *Galleria*. D'ailleurs, il y a également, comme chez *Galleria*, des rennovations partielles de l'épithélium fonctionnel dans l'intervalle des mues et des rennovations totales à l'approche des mues. Ces rennovations épithéliales sont assurées par la prolifération des cellules des nids par voie mitotique, durant toute la vie larvaire.

Lorsqu'on suit l'évolution des petites cellules basales à une période de rennovation totale de l'épithélium, on rencontre des phénomènes identiques à ceux que nous venons de décrire chez *Galleria*. Les éléments de chaque nid se différencient en deux catégories de cellules fonctionnelles. Après le redressement des cellules du nid, les jeunes cellules caliciformes (c, Pl. I, fig. 7) sont mêlées aux jeunes cellules cylindriques. Elles sont plus allongées que les jeunes cellules caliciformes de *Galleria*, surtout dans leur partie apicale, qui, constituée de protoplasme strié, se présente à ce moment comme un canalicule fin et contourné. Sous leur forme définitive, les cellules caliciformes d'*Achroia* sont pourvues d'une cavité en bouteille, à paroi radiée, qui communique avec la cavité intestinale par un col filiforme très allongé (c, Pl. I, fig. 8).

§ 3. — Cellules caliciformes.

Historique.

Des éléments très comparables aux cellules caliciformes des Lépidoptères existent très généralement dans l'intestin des Vertébrés et aussi dans certains de leurs organes glandulaires. Chez les Vertébrés, comme chez les Insectes, les auteurs ont beaucoup discuté la morphologie et la physiologie de cette catégorie de cellules.

C'est surtout pour l'intestin des chenilles de Lépidoptères que les discussions à ce sujet ont été vives. Voici l'historique de la question.

LEYDIG (1883), qui a découvert les cellules caliciformes des Vertébrés, a décrit, dans l'intestin des chenilles de *Bombyx neustria*, des éléments semblables, se présentant comme des glandes unicellulaires, en forme de bouteille, dont la paroi est constituée par du protoplasme radié et dont le fond est occupé par le noyau.

Selon FRENZEL (1886), les cellules caliciformes (cellules à mucus ou *Schleimzellen* de cet auteur) posséderaient une thèque ovoïde, surmontant un cordon protoplasmique grêle avec le noyau à sa base. La couche corticale de la thèque se liquéfierait complètement dans sa cavité, en donnant naissance aux substances de sécrétion.

Dans l'esprit des deux auteurs précédents, les cellules caliciformes constituent une catégorie de cellules complètement distincte. VERNON (1905), dans son travail sur l'intestin du Ver à soie, défend un point de vue tout différent. C'est d'ailleurs surtout chez le Ver à soie qu'on a étudié les cellules caliciformes et qu'on a émis les opinions les plus divergentes.

Pour VERNON, l'épithélium fonctionnel serait composé d'une seule catégorie de cellules, qui, d'abord pleines de protoplasme, expulseraient une portion de leur contenu, sous forme de substances de sécrétion et prendraient ainsi l'aspect caliciforme, avec une cavité ouverte. Ces éléments ne tarderaient d'ailleurs pas à périr.

L'opinion de VERNON a été acceptée par BERLESE, dans son traité sur les Insectes (*Gli Insetti*, t. I, p. 743).

VIGNON (1901), travaillant également sur le Ver à soie, arrive à une conclusion tout autre que celle de VERNON. Il décrit les cellules caliciformes à peu près comme LEYDIG. Cependant il considère que la bouteille caliciforme n'est pas ouverte, mais coiffée d'un « bouchon chromatique ».

FOA (1917), sur le même matériel, décrit, à la cavité des cellules caliciformes, une ouverture étroite. Se fondant sur l'alternance régulière des cellules caliciformes et des cellules cylindriques dans l'épithélium, et sur la disparition totale des cellules caliciformes chez les chenilles malades, il incline à penser

que les cellules caliciformes sont des éléments indépendants.

DEGENER (1908), dans son travail sur l'intestin des chenilles de *Malacosoma castrensis*, se range à l'opinion de VERNON, en reconnaissant à l'épithélium une structure homomorphe ; mais il change complètement d'opinion dans un travail suivant (1909) sur l'intestin des chenilles de *Deilephila euphorbiae*. Il conclut alors que les cellules épithéliales fonctionnelles de l'intestin des Lépidoptères se rangent en deux catégories tout à fait différentes aux points de vue morphologique et physiologique. Ses observations principales sur les cellules caliciformes de *Deilephila* sont les suivantes : au point de vue morphologique, DEGENER a décrit, pour ces cellules, une formation qui n'a jamais été signalée par les auteurs : l'existence d'une bordure en brosse à la surface de la cellule. Au contraire, il ne décrit pas, autour de la cavité en bouteille, le protoplasme radié qui a été reconnu par tous les auteurs cités plus haut, VERNON excepté. Au point de vue physiologique, DEGENER a conçu le fonctionnement des cellules caliciformes de la façon suivante : les cellules caliciformes possèderaient, dans leur portion apicale, une vacuole sécrétrice, qui, au moment de l'accumulation des produits de sécrétion, se gonflerait en refoulant le noyau et le protoplasme vers la base de la cellule ; à la suite de l'évacuation de la sécrétion, la vacuole se dégonflerait et le noyau reprendrait avec le protoplasme sa position primitive. Ces transformations pourraient se répéter dans les cellules caliciformes et leur donneraient des aspects variés.

SHINODA (1927), considère que les cellules caliciformes, représentent simplement un état physiologique particulier des cellules cylindriques, l'état de repos ⁽¹⁾.

Observations personnelles.

Structure des cellules caliciformes. — En nous fondant simplement sur les observations que nous avons déjà exposées, relatives à la structure des cellules caliciformes, nous pouvons démontrer que l'opinion des auteurs, qui, comme VERNON et SHI-

(¹) SHINODA conclut ainsi : « the goblet cells can neither secrete nor absorb, being nothing other than a *resting* phase of the cylindrical cells » (p. 106).

NODA, ont décrit une structure homomorphe pour l'épithélium intestinal des chenilles de Lépidoptères, est sûrement erronée. Ces auteurs doivent confondre les véritables cellules caliciformes avec certaines formes transitoires présentées par les cellules cylindriques en dégénérescence. Les cellules cylindriques dégénérées peuvent, en effet, simuler assez bien, dans certains cas, une cellule caliciforme, lorsque leur protoplasme commence à se desquamer (Voir p. 62) et qu'apparaissent, dans la partie apicale de la cellule, une ou plusieurs lacunes (Pl. II, fig. 16, 17, 21, Pl. III, fig. 28, Pl. IV, fig. 32, 34, 35). Cependant ces lacunes de desquamation ne présentent pas de contours réguliers, ni de paroi radiée. D'autre part, le noyau des cellules cylindriques desquamées, lorsqu'il est présent, possède presque toujours sa forme habituelle, plus ou moins allongée suivant l'axe de la cellule; jamais il ne présente l'aspect de celui des cellules caliciformes, qui est aplati et accolé par une face concave au fond de la cavité apicale.

Les interminables discussions sur l'origine des cellules caliciformes résultent, en partie, du fait que les auteurs qui ont admis l'indépendance de ces cellules, en ont donné une description incomplète. Ces auteurs, notamment, ont négligé la moitié basale de la cellule, constituée par du protoplasme non spécialement différencié, et décrit la cellule caliciforme comme ayant la forme d'une bouteille avec le noyau au fond.

Les cellules caliciformes, tout en conservant la même structure, peuvent cependant modifier leur forme générale d'après leur situation. Dans l'épithélium plissé, ces cellules ont, comme nous l'avons déjà signalé (p. 23), des formes différentes suivant les hauteurs de la crypte épithéliale où elles sont placées. Dans l'épithélium qui n'est pas encore notablement plissé, c'est-à-dire dans l'intestin des chenilles très jeunes, les cellules caliciformes, tantôt en position couchée, tantôt en position redressée, affectent toujours la forme d'un coin à base très large (*c*, fig. III, B), forme d'ailleurs semblable à celle des cellules caliciformes du fond des cryptes bien développées, mais elles sont plus volumineuses que ces dernières.

Les cellules caliciformes adultes sont souvent plus ou moins recouvertes par les cellules cylindriques et sont toujours recourbées sur elles-mêmes. Aussi est-il rare qu'on puisse les

observer dans toute leur longueur sur une même coupe; le col de la bouteille et la base de la cellule correspondante doivent généralement être recherchés dans des coupes voisines, de telle sorte qu'il est difficile de découvrir l'ouverture étroite de la bouteille, qui se trouve souvent isolée du reste de la cellule, sous l'aspect d'un petit cercle, au niveau du bord libre des cellules cylindriques (o, Pl. I, fig. 5).

En comparant toutes les figures que j'en donne dans ce travail, on verra combien la forme apparente des cellules caliciformes peut varier suivant les sections. Or, ce sont ces apparences dues à la section que les auteurs ont souvent prises pour la structure normale des cellules caliciformes. Ainsi, DEGENER a certainement dû attribuer aux cellules caliciformes la bordure en brosse des cellules cylindriques voisines. De même, les dégonflements intermittents de la cavité apicale des cellules caliciformes et les mouvements de va-et-vient de leur noyau, qu'a décrits DEGENER, correspondent vraisemblablement à une mauvaise interprétation, soit des différents stades de leur développement, soit des différents aspects résultant de la section.

Il est à remarquer que la paroi radiée de la cavité apicale des cellules caliciformes présente quelques analogies avec la bordure en brosse des cellules cylindriques, d'une part par sa structure striée, d'autre part, par sa colorabilité spécifique par le vert lumière.

Le vert lumière est un colorant indispensable pour l'étude de la structure des cellules caliciformes, car seul il peut mettre en évidence la structure du protoplasme radié à tous les stades de l'évolution de ces cellules. Il est particulièrement important d'employer ce colorant dès le début de la différenciation des cellules des nids, pour déceler l'apparition de la striation à l'extrémité des cellules caliciformes ébauchées. La plupart des erreurs des auteurs (surtout de DEGENER et SHINODA), tiennent à ce qu'ils n'ont pas employé ce colorant et se sont limités à l'emploi de l'éosine ou de l'acide picrique.

Evolution des cellules caliciformes. — Les cellules caliciformes existent dans l'intestin des chenilles durant toute la vie active, à partir de l'éclosion et elles disparaissent au cours de

la métamorphose. Elles sont intercalées entre les cellules cylindriques, sur toute l'étendue de l'intestin moyen et presque toujours isolées. Leur nombre est très inférieur à celui des cellules cylindriques, ces deux nombres étant, en moyenne, dans le rapport de 1 à 3. Dès qu'elles sont ébauchées à partir des cellules basales indifférenciées, les cellules caliciformes subissent une évolution indépendante, sans jamais se différencier en d'autres formations. Cependant elles ne sont pas permanentes. Même durant la période qui sépare deux mues successives,



Fig. IV. — Cellules caliciformes *c* renflées, situées à côté des cellules cylindriques dégénérées *ld*, et renfermant des granules jaunes *g* et des filaments pelotonnés *f*, détachés de la paroi radiée de leur cavité apicale. $\times 1100$.

elles se détruisent de temps en temps par divers processus, soit en même temps que les cellules cylindriques voisines, soit plus tôt, soit plus tard. Lorsque leur dégénérescence a lieu plus tôt que celle des cellules cylindriques, elles laissent des espaces vides entre celles-ci (*cd*, Pl. II, fig. 14).

La dégénérescence des cellules caliciformes commence toujours par leur partie apicale. La bouteille se gonfle, en même temps que sa paroi radiée se désorganise et se détache petit à petit dans la cavité, en constituant des filaments pelotonnés (*cd*, Pl. IV, fig. 35, 37). A partir de ce moment, la cellule peut tomber entièrement dans la lumière intestinale, en se contrac-

tant pour former une sorte de grosse sphérule, ou bien se détruire peu à peu sur place. Lorsque les cellules caliciformes subsistent, alors que les cellules cylindriques voisines sont disparues, elles se gonflent beaucoup, et on peut alors en observer plusieurs côte à côte (fig. IV).

Dans les cellules caliciformes normales, non encore en voie de dégénérescence, il se détache souvent de la paroi radiée quelques filaments, qui forment, dans la cavité de la bouteille, des faisceaux ou, une masse réticulaire (*f. d. Pl. II, 12, 14, Pl. IV, 32*).

Existence des cellules caliciformes dans le mésentéron embryonnaire. — VERNON, ayant confondu les cellules caliciformes de l'intestin des chenilles de *Bombyx mori* avec des cellules cylindriques dégénérées, considère que, dans l'embryon de ce Lépidoptère, les cellules épithéliales du mésentéron sont toutes des cellules cylindriques.

L'étude des embryons de *Galleria mellonella* pendant les deux derniers jours de leur développement nous a montré au contraire que l'épithélium du mésentéron comprenait déjà deux catégories de cellules bien développées (fig. XIX, p. 127), correspondant aux deux catégories de cellules épithéliales fonctionnelles de l'intestin larvaire. La première catégorie comprend des cellules cubiques à gros noyau ovale. Les autres cellules (*c*) sont nettement caliciformes, avec une large cavité apicale revêtue d'une paroi de protoplasme radié. Ces cellules caliciformes, en nombre très inférieur aux précédentes, occupent, dans l'épithélium plus ou moins intact, une position couchée. Dans leur cavité apicale, il existe parfois des granules jaunâtres (*c*, fig. XIX, B). Lorsque les cellules caliciformes n'ont pas été détruites en même temps que les cellules épithéliales voisines, elles peuvent se redresser sur la masse des résidus cellulaires et affectent alors une forme de coin (*c*, fig. XIX, C).

Physiologie des cellules caliciformes. — Les auteurs qui ont admis que les cellules caliciformes constituent une catégorie indépendante de cellules, les ont généralement considérées comme des cellules purement sécrétantes. Cette vue est encore

renforcée par mes propres observations. Cependant ces auteurs (FRENZEL, VIGNON, etc.), ont admis que la sécrétion était simplement un produit de la paroi radiée de la bouteille. On verra que je ne puis me ranger à cette opinion.

L'examen de la structure même des cellules caliciformes, telle que nous l'avons décrite, conduit à leur attribuer une fonction de sécrétion. Cette structure se rapproche, en effet, beaucoup de celle de certaines glandes unicellulaires, connues depuis longtemps chez les Insectes ⁽¹⁾, par exemple les glandes cirières et les glandes pygidiennes. On trouve toujours dans le protoplasme des cellules sécrétantes de ces glandes, une vésicule à paroi radiée, qui communique au dehors par un fin canalicule.

Les observations suivantes nous permettront d'établir le mode de sécrétion des cellules caliciformes.

L'examen du tissu frais, souvent négligé par les auteurs, est nécessaire à l'étude de la physiologie et même de la morphologie des cellules caliciformes. Lorsqu'on examine à un fort grossissement et sans addition d'aucun liquide un morceau de l'épithélium tout frais de l'intestin moyen d'une chenille de *Galleria*, on constate, dans la masse sombre des cellules épithéliales, des cavités claires, ovoïdes, régulièrement réparties : ce sont les cavités apicales des cellules caliciformes (c, Pl. I, fig. 9). Les parois radiées de ces cavités peuvent être nettement observées à l'état frais ; elles se présentent comme formées par des stries parallèles, dont les extrémités libres plongent dans une grosse goutte de liquide jaunâtre ou gris clair. Dans ce liquide, on voit souvent flotter des filaments pelotonnés, détachés de la paroi radiée et parfois des granules jaunes isolés (Pl. I, fig. 9 bis). Tant que le tissu n'est pas complètement desséché, ces filaments agglutinés et ces granules jaunes présentent dans le liquide de la cavité des mouvements browniens.

Dans l'intestin fixé, tous ces éléments, sauf le contenu liquide, se retrouvent dans la cavité apicale des cellules caliciformes. Le liquide est rarement précipité par les réactifs fixateurs. Cependant, on rencontre parfois, dans la cavité apicale,

(1) Un exposé général relatif aux diverses catégories de glandes unicellulaires des Insectes se trouve dans le traité de BERLESE (Tome I, chapitre X).

une couche plus ou moins homogène, peu colorable, qui semble en provenir (Pl. I, fig. 10).

Dans les préparations, les granules de la cavité apicale sont également isolés et de teinte jaune. Leur nombre est en général peu élevé (*c*, Pl. II, fig. 22, fig. VIII), il atteint dans les cellules de la fig. IV un maximum rarement observé. Leur présence est très peu fréquente. En lumière polarisée, ils ne présentent pas les caractères de cristaux. Dans les cellules caliciformes d'*Achroia*, on trouve d'ailleurs rarement, au lieu de ces granules isolés, une masse ovoïde à surface rugueuse, également jaune et semblant être de nature chitineuse (Pl. I, fig. 11).

Les auteurs n'avaient jamais signalé de granules de ce genre dans la cavité des cellules caliciformes, où, à cause de leur rareté, il ne semble pas qu'ils représentent le produit de sécrétion immédiat de la cellule. Ce produit de sécrétion doit être le contenu liquide observé sur le tissu frais dans la cavité apicale.

Les auteurs ont admis que la sécrétion de la cellule était élaborée par la paroi de la cavité apicale, car ils considéraient les cellules caliciformes comme étant constituées uniquement par cette cavité apicale. Pour nous, la sécrétion de la cellule caliciforme est due à l'activité de la cellule entière et en particulier au protoplasme non spécialement différencié qui existe, comme nous avons vu, à la base de la cellule. Quant au protoplasme strié de la cavité apicale, nous pensons qu'il joue, comme la bordure en brosse des cellules cylindriques, un rôle dans les échanges entre la cellule et le milieu extérieur. La cavité apicale qu'il limite constitue un réservoir qui règle l'émission du produit de sécrétion.

Cette conception de la physiologie des cellules caliciformes est assez voisine de celle de DIERCKX (1899) pour les cellules sécrétantes des glandes pygidiennes des Coléoptères. Selon cet auteur, « la sécrétion est une fonction du protoplasme et les vésicules sont simplement des appareils de drainage » (p. 143).

Ajoutons que tous les faits physiologiques qui caractérisent les cellules cylindriques que nous étudierons ultérieurement, par exemple, la présence dans le cytoplasme des graisses absorbées, et d'enclaves fuchsinophiles de sécrétion, ne se rencontrent pas dans les cellules caliciformes.

Conclusion. — Des faits établis dans ce paragraphe et dans le paragraphe précédent, nous concluons que *les cellules caliciformes de l'intestin moyen des chenilles de Lépidoptères, constituent une catégorie de cellules distinctes au point de vue du développement, de la structure, ainsi que de la physiologie. Elles font partie de l'épithélium intestinal, depuis la phase embryonnaire jusqu'à la nymphose, et présentent une évolution tout à fait indépendante de celle des cellules cylindriques. Leur fonction est purement sécrétante. Elles doivent être rapprochées, par leur structure et leur fonctionnement, des autres catégories de glandes unicellulaires des Insectes.*

§ 4. — Les formations apicales des cellules cylindriques.

Nous avons déjà exposé la morphologie générale des cellules cylindriques, ainsi que leur développement. Nous étudierons dans le chapitre suivant leur physiologie. Dans le présent paragraphe, nous envisagerons les formations particulières de leur surface apicale. Cette dernière, après son détachement dans la cavité intestinale, constitue ce qu'on appelle la membrane péritrophique.

La bordure en brosse. — Les cellules cylindriques de l'intestin des chenilles de *Galleria* et d'*Achroia*, sont garnies d'une bordure en brosse, ou plateau strié, d'aspect caractéristique. Elles ne font donc pas exception, à ce point de vue, comme l'a dit METALNIKOFF (1908, p. 513). On rencontre, chez *Galleria*, la bordure en brosse dans l'intestin de toutes les chenilles examinées. Cependant, il arrive assez souvent qu'elle se résorbe dans certaines cellules ou dans un groupe de cellules. Cette résorption partielle se retrouve dans l'intestin des Insectes en général.

En suivant le développement des petites cellules basales, on constate que, lorsque les jeunes cellules fonctionnelles viennent de se redresser en formant une petite crypte épithéliale (Pl. I, fig. 3) (voir p. 27), la surface apicale des jeunes cellules cylindriques est nue et limitée par une couche de cytoplasme, dont l'aspect est semblable à celui du reste de la cellule. On voit bientôt, dans cette portion apicale de la cellule, le cyto-

plasme se différencier en un faisceau de stries parallèles entre elles, qui constituent dès lors la bordure en brosse (Pl. III, fig. 24).

La bordure en brosse se présente toujours dans les cellules cylindriques en activité, pendant les phases d'absorption comme pendant les phases de sécrétion. D'une manière générale, elle dégénère, lorsque l'activité absorbante ou secrétante des cellules entre en décroissance. Les détails de cette dégénérescence seront exposés à propos des différents stades de fonctionnement des cellules cylindriques (v. aussi p. 45).

Les auteurs admettent souvent que les brosses peuvent disparaître à certains moments, se régénérer ensuite et que ces phénomènes correspondraient à des phases bien déterminées du fonctionnement des cellules épithéliales (voir p. 77). Cependant, cette régénération ne nous semble pas avoir été bien démontrée, car les auteurs ne donnent aucun caractère qui permette de distinguer une bordure en brosse régénérée.

Nos observations nous ont permis de préciser le phénomène de régénération des bordures en brosse. Cette régénération doit être recherchée d'abord dans les cellules épithéliales en voie de desquamation. Certaines cellules cylindriques de *Galleria*, après avoir perdu leur portion apicale, peuvent se maintenir momentanément avec hauteur réduite. Nous les décrivons alors sous le nom de *cellules raccourcies* (Voir p. 70). A la surface libre de ces éléments raccourcis, il arrive assez souvent qu'il se régénère une brosse qui peut, soit avoir l'aspect typique (*br*, Pl. II, fig. 23, Pl. IV, fig. 37, 42, 44), soit être composée de filaments grêles, très serrés (*br*, Pl. II, fig. 22, Pl. IV, fig. 40); ceux-ci peuvent atteindre une longueur considérable et inégale, et constituent alors une brosse à aspect plus ou moins homogène, souvent très épaisse (*br*, Pl. IV, fig. 38, 39).

La brosse régénérée, à aspect plus ou moins homogène et d'épaisseur presque typique, se rencontre également dans des groupes de cellules épithéliales de taille à peu près normale, aussi bien dans l'intestin de *Galleria* que dans l'intestin d'*Achroia* (Pl. V, fig. 45, 46).

Certains auteurs ont cherché à interpréter ces différents aspects de la brosse. Tout en repoussant la manière de voir

de FRENZEL, qui a pensé que les bâtonnets de la brosse résulteraient de l'agglutination de filaments grêles par fixation, VAN GEUCHTEN (1890) considère que l'apparition des brosses à filaments grêles et serrés est en relation avec l'excrétion des substances sécrétées. Selon lui, les filaments de la brosse se trouveraient, pendant la phase la plus active de la sécrétion, comprimés fortement par la sortie des substances sécrétées et à ce moment la brosse « apparaît comme une masse épaisse et homogène » (Voir sa page 233 et ses figures 81, 82, 83).

ADLERZ (1890) a émis l'idée contraire. Il pense que la brosse des cellules au repos est homogène, qu'elle devient striée au début de la sécrétion et qu'elle disparaît dans les phases de grande activité (cité par RENGEL). RENGEL (1896) a accepté cette vue dans le cas de l'intestin de *Tenebrio*.

Il résulte de nos observations que ces divers aspects de la brosse ont été mal interprétés par les auteurs : il s'agit en réalité de stades normaux de sa régénération, qui n'ont donc aucun rapport avec l'état fonctionnel de la cellule.

Il est intéressant de noter qu'au cours de la dégénérescence des cellules épithéliales, lorsque la partie apicale de certaines cellules cylindriques se trouve parfois faire saillie isolément dans la cavité intestinale — ceci résultant soit de la desquamation des cellules voisines, soit d'un allongement propre de la cellule, — il arrive assez souvent que, sur les limites latérales de cette partie saillante, il apparaisse des filaments parallèles, assez espacés, qui présentent dans leur ensemble l'aspect d'une brosse (Pl. IV, fig. 37, 39). Le même phénomène se retrouve dans l'intestin des chenilles d'*Achroia* (Pl. V, fig. 50).

Certains auteurs, VAN GEUCHTEN par exemple, ont insisté sur l'existence d'une véritable membrane à la base de la bordure en brosse. Cette membrane n'existe pas en général chez les chenilles que nous avons étudiées, sauf dans des cas extrêmement exceptionnels. Ce qu'on peut observer à la base de la brosse, c'est assez souvent une mince couche de protoplasme granuleux et dense (Pl. II, fig. 13, 15), qui a la même affinité particulière pour le vert lumière que la brosse elle-même.

D'autre part, dans les cas où, au début de la dégénérescence, les filaments de la brosse se raréfient, on constate parfois, à ce moment, un épaississement de ce bourrelet basal (Pl. I, fig. 6).

Ce bourrelet semble être un premier stade de différenciation d'une nouvelle brosse. On le retrouve d'ailleurs assez souvent à la surface apicale des jeunes cellules cylindriques, qui ne sont pas encore garnies d'une brosse typique.

Les opinions des auteurs anciens sur la structure et la signification de la bordure en brosse sont très divergentes. On en trouvera l'exposé historique dans le travail de VAN GEHUCHTEN (1893) et de VIGNON (1902).

Au point de vue de son rôle, l'opinion de FRENZEL et de VAN GEHUCHTEN semble être le plus souvent admise. Pour eux, la bordure en brosse serait un organe de protection de l'épithélium contre les lésions. Cette interprétation nous paraît peu fondée, car on rencontre des bordures en brosse dans beaucoup d'organes autres que l'intestin où la possibilité de lésions est difficile à admettre.

D'après nos observations, la bordure en brosse peut apparaître à un niveau quelconque et même sur les limites latérales des cellules, lorsque ces surfaces se trouvent libres et en contact direct avec le milieu intestinal. La brosse donc joue un rôle spécial dans les échanges de la cellule avec le milieu qu'impliquent les fonctions de la cellule. Ce rôle serait assez proche de celui que nous avons proposé pour la paroi striée de la cavité des cellules caliciformes.

La membrane apicale : origine de la membrane péritrophique.

Historique.

Dans l'intestin moyen des Insectes, ainsi que dans celui des autres groupes d'Arthropodes, on constate très souvent l'existence d'une formation spéciale, ayant l'aspect d'une sorte de cylindre à paroi feuilletée, qui s'étend dans la cavité intestinale, entre les aliments ingérés et la surface de l'épithélium. Cette formation a été signalée depuis fort longtemps et a reçu de BALBIANI (1890) le nom de *membrane péritrophique*.

Malgré les multiples recherches auxquelles elle a donné lieu, l'origine exacte de cette membrane n'est pas encore connue. Sur ce point, les opinions des auteurs peuvent être ramenées schématiquement à deux façons de voir : pour les uns, la

membrane péritrophique serait dérivée d'une sécrétion spéciale, pour les autres, elle tirerait son origine du plateau ou de la bordure en brosse des cellules épithéliales.

Les auteurs qui ont considéré la membrane péritrophique comme un produit de sécrétion se divisent en réalité en deux camps, avec deux opinions tout à fait différentes. Certains considèrent que la membrane est sécrétée sur place par la surface épithéliale de tout l'intestin moyen; telle est l'idée de PLATEAU (1886) dans son travail sur les Myriapodes, idée acceptée ensuite par BALBIANI (1890) pour *Cryptops* (Chilopode) et par Mc. DUNNOUGH (1909), pour les larves de *Chrysopa perla* (Névroptère).

Selon les autres, la membrane péritrophique serait produite par des cellules sécrétantes spéciales, placées à l'extrémité antérieure de l'intestin moyen. Cette idée a été proposée par VAN GEUCHTEN (1890), dans son travail sur les larves d'un Diptère (*Ptychoptera contaminata*) et est devenue aujourd'hui pour ainsi dire, classique, après avoir été adoptée par de nombreux auteurs et pour différents groupes d'Insectes adultes ou larvaires: par CUÉNOT (1896) pour les Orthoptères, par VIGNON (1902), pour les Diptères (larves de Chironome), par BORDAS (1905) pour les Lépidoptères (chenilles de *Io Irene*), par BERLESE (1901 et 1909) pour de nombreux insectes adultes, etc.

PÉREZ (1911) a émis une opinion mixte, pour les larves de *Polistes gallica* (Hyménoptère). Il pense que la membrane péritrophique est sécrétée par les cellules de l'extrémité antérieure de l'intestin moyen et renforcée par la sécrétion des cellules de cet organe.

Signalons aussi l'opinion un peu particulière de FRENZEL (1886), qui considère la membrane péritrophique comme résultant de la coagulation de certaines substances albuminoïdes provenant des aliments ingérés.

VERSON, dans ses publications de 1897 et de 1905, sur l'intestin du Ver à soie, adopte à la fois l'opinion de PLATEAU et une idée voisine de FRENZEL. Pour lui, la membrane péritrophique serait produite par une formation cuticulaire, détachée des cellules épithéliales et renforcée par les produits de la sécrétion intestinale.

A l'opposé des opinions précédentes, certains auteurs consi-

dèrent la membrane péritrophique comme résultant d'un simple décollement des bordures en brosse ou d'une mue des plateaux des cellules épithéliales : telle est l'idée que VOINOV (1893) a adoptée pour les larves d'Odonates, MÖBUSZ (1897) pour les larves d'*Anthrenus* (Coléoptères), ANGLAS (1901) pour les larves d'Abeilles et de Guêpes, LÉGER et DUBOSQ (1902) pour les larves de *Timarcha tenebricosa* (Coléoptère), RUSS (1908) pour les larves d'*Anabolia* (Trichoptère), etc.

Enfin, TAHIR ERTOGROUL (1929), dans une note toute récente, se range à l'idée des auteurs précédents sans d'ailleurs les citer. Il conclut que, « chez le Ver à soie, la membrane péritrophique représente, non pas une sécrétion des cellules de l'intestin moyen, mais bien l'ensemble des plateaux striés détachés en masse de l'épithélium intestinal ».

CHATTON (1920) admet, pour la membrane péritrophique, des origines différentes suivant les groupes d'Arthropodes. Selon lui, la membrane péritrophique serait sécrétée chez les Diptères (*Drosophiles*), suivant les processus décrits par VIGNON, tandis que, chez les Crustacés (*Daphnies*), elle résulterait en partie du détachement de la cuticule œsophagienne, en partie, d'un dépôt de sécrétion de l'intestin moyen sur les matières alimentaires.

Observations personnelles.

Chez les chenilles de *Galleria* et d'*Achroia*, on trouve, dans la cavité intestinale, une membrane péritrophique, qui a bien la structure d'une membrane, mais qui ne forme pas une couche continue tout le long de l'intestin moyen. Elle se présente, sur les coupes, comme une série de longs fils ondulés, dont nous avons pu déterminer l'origine en suivant tous les stades de l'évolution des cellules épithéliales.

Comme nous l'avons vu, les jeunes cellules cylindriques, produites lors d'une rénovation totale de l'épithélium, ont une surface apicale d'abord nue, sur laquelle se différencie ensuite une bordure en brosse. Comme les cellules épithéliales de l'intestin sont toutes renouvelées simultanément, la bordure en brosse apparaît à peu près en même temps dans toutes les cellules cylindriques. En même temps que se différencient les

brosses, il se forme, à la limite extérieure de celles-ci, une membrane que nous désignerons ici sous le nom de *membrane apicale* (*ma*, Pl. III, fig. 21) et qui est en général beaucoup plus épaisse que les membranes latérales séparant les cellules épithéliales. L'ensemble de ces membranes apicales, constitue une couche continue à la surface de l'épithélium et suivant toutes ses sinuosités. Cette membrane, qui adhère, au début, intimement aux brosses, commence aussitôt à se détacher en certains points de leur surface, en formant une lamelle ondulée. Pendant que la membrane se soulève progressivement, elle prend souvent l'aspect de ponts suspendus entre les plis épithéliaux voisins. Elle tombe finalement dans la cavité intestinale, en formant des lignes sinuées (*ma*, Pl. III, fig. 30, 31, Pl. V, fig. 48), qui constituent la section d'autant de feuillets de la membrane péritrophique des auteurs.

Il faut remarquer que le détachement de la membrane apicale n'a généralement pour conséquence, ni la disparition immédiate des brosses dont elle s'est détachée, ni la dégénérescence générale des cellules qui l'ont produite. Cependant la membrane apicale entraîne parfois, en se détachant, l'extrémité des brosses de certaines cellules, sous la forme d'une garniture de petites dents attachées à cette membrane sur la face de décollement (*ma*, Pl. II, fig. 24). Exceptionnellement, elle peut même entraîner, en se décollant, quelques filaments entiers de la brosse, qui apparaissent comme autant de petites boucles (Pl. I, fig. 6), suspendues à cette membrane, ou libres dans la cavité intestinale.

La chute de l'ensemble des membranes apicales s'effectue très rapidement et se termine au moment où les cellules du nouvel épithélium fonctionnel ont à peine achevé leur développement morphologique. A ce moment, les cellules cylindriques sont, en général, intactes et garnies d'une brosse, dépourvue de limite apicale figurée (Pl. I, fig. 24, 25).

La régénération des bordures en brosses, que nous avons étudiée plus haut, se rencontre soit dans les cellules normales, soit dans les cellules raccourcies par suite de la desquamation d'une portion plus ou moins grande de la partie apicale. *Chaque fois qu'il y a régénération de brosses, il apparaît une nouvelle membrane apicale à leur surface.*

La régénération des brosses dans les cellules cylindriques de taille à peu près normale, peut se produire simultanément sur une large étendue de l'épithélium. La membrane apicale régénérée (*ma*, Pl. II, fig. 23, Pl. V, fig. 45, 46) peut atteindre l'épaisseur de celle de première génération. Elle se détache ensuite dans la cavité intestinale, en formant, sur les coupes, de longs fils qui se superposent à ceux qui se sont détachés antérieurement.

La régénération des brosses dans les cellules raccourcies par la desquamation est, comme ce raccourcissement, un phénomène moins fréquent, qui se produit, par ci, par là, dans de petits groupes de quelques cellules. La membrane apicale régénérée (*ma*, Pl. II, fig. 22, Pl. IV, fig. 44) est souvent moins épaisse que dans le cas précédent. Il s'en détache aussi des fils minces et courts.

Chez nos deux espèces de chenilles, la présence de la membrane apicale adhérente aux brosses sur toute la surface de l'intestin moyen, peut être facilement constatée au moment où l'épithélium fonctionnel se renouvelle totalement, à l'approche d'une mue. Cet aspect est difficile à constater dans l'intervalle des mues, alors que l'épithélium ne subit que des rénovations partielles ou successives. La membrane apicale adhérente ne se présente alors que dans les régions de l'épithélium où il y a rénovation des brosses, ou rénovation des cellules épithéliales elles-mêmes.

La membrane apicale est de nature cuticulaire. On constate cependant quelquefois qu'avant son détachement, certaines portions prennent une teinte jaune foncée, semblant indiquer une chitinisation partielle.

L'existence d'une membrane apicale ne doit pas être un phénomène exceptionnel dans l'intestin moyen des Insectes. Chez *Galleria* et *Achroia*, comme chez d'autres Insectes, il existe d'ailleurs, dans d'autres parties du tube digestif, à la surface des valvules œsophagiennes, des anneaux imaginaires, et de l'épithélium de l'intestin postérieur, une membrane cuticulaire, dont la structure est très comparable à celle de la membrane apicale de l'intestin moyen. De plus, ces membranes cuticulaires peuvent se décoller également et tomber dans la cavité intestinale, sous l'aspect de formations péritrophiques.

D'autre part, l'existence d'une membrane apicale a été signalée souvent à la surface des bordures en brosse des organes autres que l'intestin, chez les Insectes, comme chez d'autres groupes d'animaux.

Des faits précédents nous concluons que, *dans l'intestin moyen des Lépidoptères et peut-être aussi des autres Insectes, il existe, à la surface de la bordure en brosse, une membrane apicale de nature cuticulaire, parfois chitinisée, qui se différencie toujours en même temps que la brosse, aussi bien lors du développement normal que lors de la régénération, aux dépens du cytoplasme, de la couche apicale des cellules épithéliales. Les membranes apicales des cellules épithéliales se détachent indépendamment des brosses, en formant chaque fois, dans la cavité intestinale des feuillets de la membrane péritrophique des auteurs.*

Discussion. — D'autres constatations me permettent de discuter les opinions admises par les autres auteurs pour l'origine de la membrane péritrophique.

a) *La membrane péritrophique ne résulte pas du détachement de la bordure en brosse proprement dite.* — Nous avons étudié minutieusement les phénomènes de la dégénérescence des bordures en brosse, qui annonce souvent la dégénérescence générale des cellules; elle se produit de diverses façons. Elle est toujours un phénomène individuel pour chaque cellule et peut se présenter sous des aspects différents, même chez des cellules voisines. Très souvent, les filaments de la brosse se détachent progressivement (*bd*, Pl. III, fig. 28, Pl. IV, fig. 34, 35). Lorsque la brosse dégénère dans une cellule en train de se vacuoliser, elle constitue, à un moment donné, une couche de filaments courts, serrés, plus ou moins pelotonnés, limitant une large cavité résultant de la desquamation cellulaire (*bd*, Pl. II, fig. 17, Pl. III, fig. 28). Si plusieurs cellules se trouvent simultanément à ce stade de dégénérescence, leurs brosses forment alors une lame reliant les limites latérales des cellules (*bd*, Pl. II, fig. 21). Cette lame a, en général, une épaisseur variable dans toute sa longueur et l'aspect toujours filamenteux. Bien qu'elle puisse simuler plus ou moins une membrane, elle ne constitue jamais une véritable membrane

péritrophique, comme la membrane apicale. Cette lame est d'ailleurs d'une longueur très restreinte, puisqu'elle ne provient que de quelques cellules voisines. Elle diffère beaucoup, en particulier, par ce dernier point, de la membrane péritrophique, dont chaque lamelle provient de la surface d'une ou plusieurs centaines de cellules épithéliales.

On voit donc que l'opinion des auteurs qui considèrent la membrane péritrophique comme résultant du détachement de la totalité des bordures en brosse, ne peut être soutenue.

b) *La membrane péritrophique n'est pas le produit d'une sécrétion spéciale.* — VIGNON a repris l'opinion de VAN GEHUCHTEN, qui n'était, d'après cet auteur lui-même, qu'une « pure hypothèse ». Il prétend avoir trouvé, à l'extrémité antérieure de l'intestin moyen des Chironomes, des cellules sécrétantes spéciales : « cellules mères de la membrane péritrophique », et il décrit même un appareil spécial : le « laminoir annulaire », servant à laminer les substances de sécrétion en membrane. Nous n'avons rien trouvé de semblable. Chez les chenilles de Lépidoptères, chez *Galleria* par exemple, la membrane péritrophique se présente dans la cavité de l'intestin moyen, aussi bien pendant la phase d'absorption que pendant la phase de sécrétion intestinale. Les cellules cylindriques de l'extrémité antérieure de l'intestin moyen sont toujours absorbantes ou sécrétantes en même temps que le reste de cet organe. Il n'y a donc pas lieu d'en faire des cellules sécrétantes spéciales.

Remarquons que, parmi les auteurs qui ont considéré la membrane péritrophique comme dérivée d'une sécrétion des cellules dans l'extrémité antérieure de l'intestin moyen, certains semblent bien avoir confondu cette membrane avec l'entonnoir (Trichter) de SCHNEIDER, qui existe chez certains Insectes, chez des Diptères, par exemple. D'autre part, les auteurs peuvent avoir également confondu cette membrane avec la bordure chitineuse (intima) de la valvule œsophagienne proprement dite, car mes observations montrent que cette bordure se décolle facilement sur les coupes et peut ensuite venir au contact d'un point quelconque de l'épithélium, au niveau de la valvule.

D'autre part, l'idée de PLATEAU, qui considère la membrane péritrophique comme sécrétée par toute la surface épithéliale,

n'est pas non plus admissible, car la membrane apicale que nous avons décrite n'est pas plus un produit de sécrétion que la bordure en brosse qui apparaît en même temps qu'elle.

En somme, les diverses opinions imaginées par les auteurs pour la membrane péritrophique de l'intestin de différents groupes d'Arthropodes, ne sont pas justifiées. Cette membrane doit toujours avoir pour origine la membrane apicale de l'épithélium. Chez les animaux dont l'épithélium intestinal ne subit pas de rénovations très intenses, la membrane apicale peut se produire néanmoins dans la rénovation périodique de l'ensemble des bordures en brosse des cellules épithéliales, sans qu'il y ait rénovation des cellules elles-mêmes. La membrane apicale se détache en longues lamelles dans les intestins très plissés comme ceux des chenilles de Lépidoptères ; elle doit se détacher en bloc, en formant un cylindre péritrophique dans les intestins moins plissés comme ceux des Diptères.

Il est curieux de rappeler que VAN GEHUCHTEN, qui a considéré le premier la membrane péritrophique comme résultant de la sécrétion de cellules spéciales, est aussi le seul auteur dans la littérature, qui ait bien décrit, sous le nom de « membrane périphérique », la membrane apicale. Il a constaté aussi que la brosse des cellules épithéliales pouvait être formée de deux ou trois couches superposées, séparées par autant de membranes souvent très épaisses. Nous avons parfois rencontré cet aspect dans nos préparations. Ce fait montre nettement que la différenciation d'une brosse est toujours accompagnée de celle d'une membrane apicale.

CHAPITRE III

HISTOPHYSIOLOGIE DE L'INTESTIN MOYEN LARVAIRE

§ 1. — Absorption intestinale.

Critique des conclusions tirées des expériences antérieures.

Les processus de l'absorption intestinale chez les Insectes constituent une question fort controversée, car on n'a jamais pu les mettre en évidence dans les conditions naturelles. Certains auteurs (FRENZEL, MÖBUSZ) ont cependant signalé occasionnellement des gouttelettes graisseuses dans des cellules épithéliales de l'intestin moyen, soit sur des matériaux fixés, soit à l'état frais, mais ils n'ont rien pu préciser du phénomène. Aussi les chercheurs ont-ils tenté d'aborder le problème par la voie expérimentale. De nombreuses expériences ont été faites par des procédés très variés. En général, les auteurs ont fait ingérer aux animaux des substances comme des huiles, des graisses, des colorants, ou des solutions de sels métalliques. Puis ils ont recherché dans les cellules épithéliales du tube digestif, soit des gouttelettes graisseuses noircies par l'acide osmique, soit des particules métalliques décelables par des procédés histochimiques, soit des accumulations des colorants ingérés. Il est à remarquer que ces différentes substances ne se localisent pas dans une même partie du tube digestif ; la localisation des produits ingérés varie souvent selon leur nature. Il en est résulté des discussions interminables entre les auteurs sur la délimitation de la région absorbante. Par exemple, chez les Blattes, insectes qui ont été le plus souvent utilisés dans les expériences de ce genre, l'absorption a été localisée dans l'intestin antérieur (surtout le jabot) par PLATEAU (1893), JOUSSET DE

BELLESME (1876), PETRUNKEWITSCH (1900), SANFORD (1918); dans l'intestin postérieur par METALNIKOFF (1890), STEUDEL (1913); ou encore dans l'intestin moyen par CUÉNOT (1896, 1898), DE SINÉTY (1901).

Des expériences du même ordre ont été exécutées avec des chenilles de Lépidoptères. METALNIKOFF (1908), en nourrissant des chenilles de *Galleria* avec divers colorants, constate que ces substances se localisent dans l'épithélium de l'intestin moyen.

En faisant ingérer divers colorants à des chenilles de *Tortricides* (*Tortrix viridana*), HOLLANDE (1923) trouve des granules ou des vacuoles colorées dans la partie apicale des cellules épithéliales (cellules cylindriques) de l'intestin moyen. Il retrouve les mêmes formations dans la même catégorie de cellules, mais cette fois dans leur partie basale, lorsqu'il injecte les colorants dans le sang. A la suite de ces observations, l'auteur fait remarquer qu'il s'agit ici d' « une importante faculté d'absorption, possible dans les deux sens chez les mêmes cellules ». Au cours des mêmes expériences, HOLLANDE observe que les cellules caliciformes attirent également des deux côtés les colorants, qui forment toujours des aiguilles cristallines dans leur « cavité sécrétoire ».

De cette série d'expériences sur les Lépidoptères et sur les autres groupes d'Insectes, on ne peut, à notre avis, tirer aucune conclusion certaine. *Le défaut capital de la méthode employée est que les conditions nutritives créées par l'expérience sont très éloignées des conditions naturelles. Les substances introduites dans le tube digestif ne font pas partie du régime alimentaire normal des insectes étudiés et sont même souvent toxiques. N'est-on pas plutôt en présence de réactions pathologiques des cellules épithéliales, plutôt que d'une véritable absorption intestinale ?*

C'est bien ce qui semble résulter des observations de HOLLANDE. Il est bien certain, en effet, que l'absorption des aliments par les cellules cylindriques ne se fait pas dans les deux sens, comme celle des colorants. D'autre part, tous les auteurs sont d'accord pour admettre que les cellules caliciformes ne sont pas absorbantes. Mes propres observations confirment aussi cette notion, comme on le verra. Or, dans les expériences de

HOLLANDE, les cellules caliciformes absorbent les colorants aussi bien que les cellules cylindriques.

Il semble donc que *l'absorption des substances expérimentées soit un phénomène tout différent de l'absorption des substances nutritives dans les conditions normales.*

Chez la généralité des Insectes, l'intestin moyen semble bien être, d'après sa structure histologique, l'organe de l'absorption. Les auteurs de travaux histologiques sur le tube digestif des Insectes ne sont cependant pas tous d'accord sur ce point. Pour les chenilles de Lépidoptères, par exemple, certains auteurs, comme SHINODA (1926), semblent admettre implicitement que l'intestin moyen est l'organe d'absorption, puisqu'ils supposent que ses cellules cylindriques fonctionnent à la fois comme cellules absorbantes et comme cellules sécrétantes. D'autres (DEEGENER, 1909) doutent que cette partie de l'intestin puisse absorber les aliments. Enfin, d'autres ont admis que l'absorption pouvait s'effectuer dans une autre partie du tube digestif, dans l'intestin postérieur, par exemple. Cette dernière hypothèse a été adoptée récemment encore par PAILLOT (1928) pour le Ver à soie.

L'étude de l'absorption intestinale chez les Insectes, basée sur l'histologie, ne donne donc aussi que des résultats imprécis. Dans cette étude histologique, non plus que dans les recherches expérimentales rappelées plus haut, *aucun auteur n'a envisagé — un point cependant capital — l'évolution des cellules épithéliales au cours de l'absorption.* Ce point sera élucidé dans le présent travail.

Observations personnelles sur les chenilles normalement alimentées.

A) Localisation des substances grasses dans l'épithélium de l'intestin moyen.

Les chenilles de *Galleria* sont un objet favorable pour l'étude du phénomène d'absorption, car elles se nourrissent normalement de cire, dont certains composants sont capables de réduire l'acide osmique.

Lorsqu'on fixe le tube digestif de ces chenilles par un réac-

tif à base d'acide osmique, on constate la présence de gouttelettes graisseuses noircies par l'osmium et strictement localisées dans l'épithélium de l'intestin moyen. Ce fait démontre nettement que l'intestin moyen est l'organe d'absorption et confirme ce que l'on pouvait déduire du simple examen histologique.

Les gouttelettes graisseuses se trouvent uniquement dans les cellules cylindriques et jamais dans les cellules caliciformes. Les premières seules sont donc absorbantes. Les gouttelettes, souvent très abondantes, se présentent dans presque tous les plis épithéliaux d'un tiers ou d'une moitié de la longueur de l'intestin moyen, et d'ailleurs plus souvent dans la moitié antérieure que dans la moitié postérieure.

Les graisses ne se trouvent dans toute l'étendue de l'épithélium qu'à certains moments, par exemple, à l'approche des mues larvaires ; nous verrons pourquoi.

En général, elles ne sont pas réparties indifféremment dans toutes les cellules cylindriques des plis épithéliaux. C'est dans les cellules situées près du sommet des plis, que l'on observe le plus fréquemment les gouttelettes noires (Pl. II, fig. 14), tandis qu'elles sont souvent absentes dans les cellules placées sur leurs flancs.

Les gouttelettes graisseuses sont souvent réparties dans tout le protoplasme de la cellule. Dans d'autres cas, elles manquent dans la portion basale.

B) *Comportement des cellules absorbantes.*

a) *Cellules cylindriques à gouttelettes graisseuses.* — La grosseur des gouttelettes graisseuses est très variable.

Lorsque les gouttelettes sont extrêmement petites, visibles seulement aux plus forts grossissements, elles se trouvent disséminées dans le réticulum protoplasmique (Pl. II, fig. 12). Dans ce cas, les cellules sont relativement intactes : leur protoplasme n'est pas vacuolisé et garde encore son aspect filamenteux habituel.

Lorsque les gouttelettes atteignent un certain volume, elles se trouvent logées chacune dans une vacuole (Pl. II, fig. 13, 14, 18). Souvent, toutes les gouttelettes de la partie apicale

d'une cellule confluent en un gros globule logé dans une vacuole qui occupe toute la partie apicale de la cellule (Pl. II, fig. 17). D'autre part, les cellules qui contiennent des gouttelettes très volumineuses, sont souvent déformées et gonflées.

b) *Cellules cylindriques dépourvues de gouttelettes graisseuses*. — Dans l'intestin moyen d'un même individu, les cellules cylindriques de la portion de l'épithélium dépourvue de graisses, ont souvent un aspect assez différent de celui des cellules que nous venons de décrire. Très souvent (Pl. II, fig. 15) elles ressemblent alors beaucoup, par l'intégrité de leur structure, aux cellules que l'on rencontre immédiatement après une rénovation de l'épithélium. Dans d'autres cas, elles sont plus ou moins altérées et leur protoplasme raréfié. Enfin, elles présentent parfois de fines vacuoles dépourvues cependant de gouttelettes graisseuses. D'une manière générale, dans l'intestin d'un animal, les cellules de la portion dépourvue de graisses, présentent toutes en même temps un des aspects décrits ci-dessus.

c) *La bordure en brosse*. — La présence d'une bordure en brosse dans les cellules en phase d'absorption a été parfois discutée. Pour certains auteurs, la bordure en brosse serait caractéristique des cellules sécrétantes. D'après mes observations sur *Galleria*, les cellules cylindriques, au cours de l'absorption, portent le plus souvent une bordure en brosse, qu'elles soient ou non pourvues de graisses (Pl. II, fig. 12, 13, 15). Elles peuvent, d'ailleurs, la conserver jusqu'à ce qu'elles soient sur le point de se détruire (Pl. II, fig. 16, 17). Dans le cas contraire, les filaments de la brosse ont déjà disparu complètement dans les cellules qui ne sont pas encore entrées dans la phase de desquamation (Pl. II, fig. 14).

d) *Le noyau*. — Dans la phase d'absorption, le noyau des cellules cylindriques perd, à certains moments, son aspect habituel et présente des modifications de structure. Les grains chromatiques, au lieu de se disperser uniformément dans toute l'étendue du noyau, se concentrent, en laissant vide un espace circulaire plus ou moins large entre la masse chromatique et la membrane nucléaire (Pl. II, fig. 12, 14, 20, 22, 23).

Cette modification de structure du noyau ne doit pas être considéré, comme certains auteurs l'ont voulu, comme un aspect caractéristique de cellules en sécrétion. En effet, elle

peut se présenter, dans les cellules cylindriques absorbantes aussi bien que sécrétantes (Pl. III, fig. 27) et aussi dans les cellules caliciformes. Le même phénomène se rencontre également dans le noyau des cellules épithéliales correspondantes d'*Achroia* (Pl. V, fig. 48-50). Par conséquent, si cette structure particulière du noyau n'est pas déterminée simplement par les réactifs, elle doit être en rapport avec quelque activité banale de la cellule.

C) *Destruction des cellules absorbantes.*

La présence des gouttelettes graisseuses d'une taille quelconque coïncide le plus souvent avec certains aspects indiquant une dégénérescence des cellules qui les renferment. De telles cellules ne tardent pas à subir une destruction complète. Le mécanisme de cette destruction est très intéressant, et il s'accompagne de phénomènes cytologiques dont la signification n'avait pas encore été précisée. Nous nous contenterons ici de les résumer, renvoyant pour le détail au paragraphe suivant, où nous retrouverons les mêmes phénomènes lors de la destruction des cellules cylindriques durant l'évacuation des enclaves de sécrétion.

Très souvent, les cellules contenant des gouttelettes graisseuses subissent un gonflement de leurs moitiés apicales (Comparer les cellules dans les fig. 12, 13 et celles dans les fig. 16, 17, Pl. II). En même temps, il apparaît, dans le protoplasme de cette région, des espaces vides ou même une large cavité. Les portions de la cellule ainsi séparées se détachent complètement et deviennent libres dans la cavité intestinale (Pl. II, fig. 20, 21). Généralement cette desquamation se poursuit dans toutes les parties de la cellule qui finit par disparaître entièrement. Elle libère dans la cavité intestinale, soit des masses protoplasmiques spongieuses de formes irrégulières, soit des corpuscules sphériques (vésicules des auteurs), qui s'entourent chacun d'une membrane, soit encore ces deux] formations à la fois (Pl. II, fig. 20, 21). On trouve aussi des gouttelettes de graisse libres dans la cavité intestinale (Pl. II, fig. 17) ou englobées dans les vésicules (v, Pl. II, fig. 17, 19, 20).

Dans certains cas, les cellules absorbantes, tout en se gon-

flant, s'allongent (Pl. II, fig. 20, cellules à droite). Leur bordure en brosse disparaît souvent à ce moment et est remplacée par une membrane. Les parties apicales des cellules constituent alors des mamelons faisant saillie dans la cavité intestinale. Ces mamelons s'étranglent et se détachent en des vésicules ou éclatent tout simplement.

En somme, au cours de la desquamation individuelle des cellules absorbantes, il peut se produire des mamelons et des vésicules, par des processus identiques à ceux que je décrirai en détail pour la dégénérescence des cellules cylindriques sécrétantes.

D'autre part, les cellules absorbantes, fortement vacuolisées, peuvent se fusionner et tomber en lambeaux de dimensions variables.

Il arrive assez souvent que les cellules absorbantes ayant perdu la partie apicale, conservent momentanément la partie restante avec une structure presque normale, ce que je propose d'appeler des *cellules raccourcies* (r, Pl. II, fig. 21, 22, 23). Dans ces éléments raccourcis, on trouve parfois encore des gouttelettes graisseuses. La présence de cette catégorie de formations particulières est très fréquente dans l'épithélium fonctionnel, aux divers stades de la vie de l'animal. L'ensemble de leurs caractères, qui constitue un des points importants de l'histophysiologie de l'intestin des Insectes, sera envisagé dans le paragraphe III de ce chapitre.

Notons ici que, dans un épithélium absorbant, les cellules cylindriques donnent, au cours de leur dégénérescence, des formations (les mamelons et les vésicules) qui présentent une grande analogie de forme et de structure avec celles qui ont été décrites par les auteurs comme des produits de sécrétion intestinale chez les divers insectes. D'autre part, les cellules absorbantes peuvent offrir, à ce stade, des images qui, comme celle des figures 18, 19, 22 (Voir l'explication de ces figures, Pl. II), ressemblent énormément à celles qui ont été interprétées par les mêmes auteurs comme des stades d'excrétion intestinale.

Ces formations et ces images qui, comme nous le verrons, s'observent aussi au cours de la dégénérescence des cellules cylindriques sécrétantes, seront décrites en détail dans le paragraphe III de ce chapitre, où leur signification sera discutée.

D) *Remarques sur l'absorption des substances grasses.*

Les travaux expérimentaux, surtout celui de METALNIKOFF (1908), ont montré que la cire jouait un rôle de premier ordre dans la nourriture des chenilles de *Galleria*. Cependant, pour assurer le développement normal, la cire doit être complétée par une nourriture azotée. Celle-ci se compose, dans les ruches, des substances mélangées à la cire, comme des grains de pollen.

La cire contient peut-être une petite quantité d'acides gras non saturés de la série oléique ⁽¹⁾, susceptibles de réduire l'acide osmique.

Nous pensons que la coloration noire donnée à l'acide osmique par les gouttelettes dont nous avons constaté l'existence dans les cellules cylindriques, est due probablement à la présence de ces acides gras non saturés, absorbés par les cellules.

Nous avons constaté que, dans l'intestin d'un même individu, les gouttelettes grasses se présentaient le plus souvent dans les cellules cylindriques en état de dégénérescence et manquaient dans les cellules relativement intactes. Cependant, rien ne permet de supposer que ces dernières ne soient pas également dans la phase d'absorption. Elles sont vraisemblablement, au contraire, les cellules absorbantes les plus actives. L'absence de gouttelettes grasses dans ces cellules tient probablement à ce que les produits d'absorption y circulent très rapidement, sans s'accumuler sous forme de gouttelettes figurées.

Dans les cellules en dégénérescence, l'activité métabolique serait ralentie, mais l'absorption et la circulation des substances grasses ne s'arrêteraient pas immédiatement. Lorsque l'absorption des graisses est moins ralentie que leur circulation, ces substances s'accumulent peu à peu dans le cytoplasme. Les cellules absorbantes fonctionnent à partir de ce moment jusqu'à leur chute de l'épithélium comme de véritables cellules adipeuses.

⁽¹⁾ METALNIKOFF dit que « la cire contient, en outre, en petites quantités, diverses autres substances, telles que l'acide méhissique et toute une série d'autres acides oléiques » (p. 530).

Dans certains cas, il semble au contraire que l'absorption des graisses s'arrête dès le début de la dégénérescence de la cellule. Aussi trouve-t-on à certains moments, comme nous l'avons signalé, des cellules absorbantes vacuolisées, altérées, sans accumulation de graisses.

Notons encore que, dans l'intestin des chenilles qui vont muer, les cellules cylindriques, avant la rénovation totale de l'épithélium fonctionnel, se trouvent toutes simultanément en état de dégénérescence. Dans tous les plis épithéliaux, la plupart de ces cellules contiennent des gouttelettes graisseuses. C'est à ce moment seulement que les graisses sont présentes d'un bout à l'autre de l'intestin moyen. Ce fait montre bien qu'à certains moments de la vie de la chenille, les cellules cylindriques de l'intestin sont toutes absorbantes en même temps, puisqu'on trouve des graisses dans tous les plis épithéliaux, lorsque ces cellules tombent simultanément en dégénérescence.

Nous verrons, d'autre part, qu'à d'autres moments, les cellules cylindriques d'un intestin moyen, sont, au contraire, toutes sécrétantes.

Résumé de l'étude de l'absorption intestinale.

Sur un grand nombre de chenilles de *Galleria* examinées, nous n'avons jamais rencontré de gouttelettes graisseuses noircies par l'acide osmique, ni dans l'épithélium de l'intestin antérieur, ni dans celui de l'intestin postérieur. La présence de ces gouttelettes est limitée exclusivement à l'épithélium de l'intestin moyen, qui est par conséquent la seule région d'absorption des substances nutritives.

Parmi les deux catégories de cellules fonctionnelles de l'intestin moyen, seules les cellules cylindriques sont absorbantes.

Lorsque les cellules absorbantes sont en pleine activité, elles sont dépourvues de gouttelettes graisseuses, et leur structure est, en général, intacte. Ceci tient probablement à ce que les substances absorbées par ces cellules, les traversent rapidement et ne s'y accumulent pas.

Les cellules absorbantes en dégénérescence renferment généralement des gouttelettes graisseuses. Elles subissent

ensuite, une destruction complète. Les cellules cylindriques se trouvent donc toujours entièrement détruites à la fin d'une phase d'absorption.

§ 2. — Sécrétion intestinale.

Historique.

Tous les auteurs sont d'accord sur ce point que, chez les Insectes, la sécrétion nécessaire à la digestion des aliments provient de l'intestin moyen. L'étude de cette sécrétion a fait l'objet de nombreux travaux, dans lesquels les auteurs se sont posé deux questions principales : 1° quelles sont les cellules sécrétantes ? 2° quel est le mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion ?

Sur le premier point, différentes opinions ont été émises :

On a admis autrefois que les petites cellules basales étaient des cellules glandulaires (SIRODOT 1858, FRENZEL 1887, FAUSSEK 1887, etc.). Bien que de nombreux travaux aient montré depuis le rôle de ces petites cellules dans les renouveaux épithéliaux, certains auteurs (DEGENER 1913, PAVLOVSKY et ZARIN 1922) leur accordent encore, outre ce dernier rôle, une fonction glandulaire.

La grande majorité des auteurs considère actuellement que les grandes cellules épithéliales sont seules sécrétantes. Cependant quelques-uns admettent explicitement ou implicitement que la fonction sécrétoire serait localisée dans une portion déterminée de l'intestin moyen (VAN GEUCHTEN 1890, LEUE 1911, etc.).

Pour les Lépidoptères, les auteurs ont presque toujours admis que les cellules cylindriques pouvaient être sécrétantes, malgré le désaccord entre eux sur la nature homomorphe ou dimorphe de l'épithélium.

Au sujet du mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion, on peut dire qu'il existe deux thèses opposées. D'après l'une, les produits de sécrétion feraient saillie à la surface de la cellule et tomberaient ensuite dans la cavité intestinale, sous la forme de vésicules. Les cellules pourraient éliminer ainsi un grand nombre de fois une partie de leur contenu sans se détruire :

ce serait un mode de sécrétion mérocrine typique. Dans l'autre thèse, les produits de sécrétion seraient visibles avant leur excrétion, sous forme de corps figurés et leur évacuation serait accompagnée de la destruction de la cellule. Cette thèse a été défendue par FRENZEL (1886, 1891), mais combattue par les autres auteurs, car la destruction des cellules sécrétantes n'a jamais pu être mise en évidence, même par FRENZEL.

VIGNON (1901) a donné à la première thèse le nom de *théorie vésiculaire de la sécrétion* et lui a adressé de sévères critiques. Cette théorie, après les travaux de VAN GEHUCHTEN (1890, 1893), a été adoptée universellement pour la sécrétion intestinale des Insectes, y compris les Lépidoptères. Nous la discuterons plus loin et je rappellerai à ce moment les constatations essentielles de divers auteurs, sur lesquelles elle repose. J'exposerai d'abord mes propres observations sur les phénomènes de sécrétion chez *Galleria*.

Nous avons attribué plus haut, pour diverses raisons, aux cellules caliciformes un rôle sécrétoire. Nous examinerons dans le présent paragraphe si les autres catégories de cellules de l'intestin peuvent participer aussi à la sécrétion. En fait, nous avons trouvé des enclaves figurées dans le cytoplasme des cellules cylindriques, en dehors de la phase d'absorption et d'autres, différentes par beaucoup de caractères des précédentes, dans le noyau des deux catégories de cellules fonctionnelles et aussi dans celui des cellules basales indifférenciées.

Les enclaves du cytoplasme nous paraissent être, par l'ensemble de leurs caractères, un produit de la sécrétion : aussi attribuons-nous un rôle sécrétoire aux cellules cylindriques.

Quant aux enclaves du noyau, il nous est difficile de nous prononcer avec certitude sur leur signification exacte. Il est possible que leur présence ait quelque rapport avec la sécrétion. Nous allons étudier successivement ces diverses enclaves.

1) *Enclaves figurées dans le noyau des cellules intestinales.*

On a signalé fréquemment (FRENZEL, RENGEL, BIEDERMANN, MINGAZZINI, RUSS, LÉGER et DUBOSCO), dans le noyau des cellules épithéliales de l'intestin moyen des Insectes, des enclaves cristal-

loïdes de forme souvent polygonale, en nombre variable et de nature probablement protéique.

Les enclaves dont nous avons constaté la présence dans le noyau des cellules intestinales de *Galleria*, n'ont pas l'aspect cristalloïde et offrent la particularité de se colorer électivement par la fuchsine acide. Elles se distinguent toujours nettement des grains de chromatine, colorés en bleu-noir par le glychémalun.

Ces enclaves se trouvent aussi bien dans le noyau des cellules cylindriques que dans celui des cellules caliciformes. Dans les cellules fonctionnelles bien développées, elles se présentent sous la forme de grains fuchsinophiles (dessinés en gris pâle sur les figures 24, 28, 31, de la Pl. III), d'une taille un peu supérieure à celle des grains de chromatine. En leur absence, on peut observer dans le noyau de gros grains basophiles (Pl. II, fig 20).

Dans le noyau des cellules basales non encore différenciées, ou en cours de différenciation, il apparaît toujours des enclaves fuchsinophiles plus abondantes que dans les cellules fonctionnelles, et sous forme, non de grains isolés, mais d'un ou plusieurs amas granuleux (Pl. I, fig. 1, 2, 3, 4).

Les enclaves fuchsinophiles du noyau, lorsqu'elles existent, se rencontrent généralement en même temps dans toutes les catégories de cellules de l'épithélium, ou d'une région de cet épithélium, évidemment avec les différents aspects décrits plus haut. Elles disparaissent le plus souvent dans les cellules fonctionnelles dont l'activité est en décroissance.

La signification de ces enclaves est énigmatique. Elles ne semblent pas être l'origine directe de la sécrétion que nous retrouverons plus loin dans le cytoplasme des cellules cylindriques.

Leur présence n'est pas un argument suffisant pour attribuer aux petites cellules indifférenciées un rôle sécrétoire. Bien que, dans certains cas, on ait l'impression que les amas fuchsinophiles tendent à traverser la membrane nucléaire, je n'ai jamais pu constater leur présence dans le protoplasme des cellules basales. Ajoutons que le protoplasme de celles-ci est d'ailleurs peu abondant et pas encore physiologiquement différencié. Il n'existe donc aucune raison sérieuse d'attribuer aux cellules

indifférenciées un rôle autre que celui qu'elles jouent dans les renovations épithéliales.

Remarquons que la production active d'enclaves fuchsinophiles dans le noyau des petites cellules basales semble bien corrélative de l'accroissement de leur protoplasme. Peut-être y a-t-il quelque relation entre ces deux phénomènes.

II) *Enclaves figurées dans le cytoplasme des cellules cylindriques.*

Les enclaves fuchsinophiles que nous venons de décrire dans le noyau de toutes les catégories de cellules intestinales sont assez fréquentes, mais ne sont jamais très abondantes. Celles que nous allons décrire dans le cytoplasme des cellules cylindriques, se produisent au contraire à intervalles réguliers, avec une abondance remarquable et des caractères bien définis.

Caractères morphologiques.

Lorsqu'on examine un épithélium fonctionnel venant de se renouveler, on peut rencontrer dans le cytoplasme des cellules cylindriques des corpuscules fuchsinophiles de dimensions considérables (Pl. III, fig. 24). Examiné au fort grossissement chacun de ces corpuscules se présente comme un amas mûriforme de petites granulations fuchsinophiles.

Ces amas mûriformes commencent à apparaître dans le cytoplasme des cellules, sitôt que celles-ci ont achevé leur développement. Ils se présentent d'abord dans les cellules des sommets des plis épithéliaux (Pl. III, fig. 24) et finalement dans la plupart des cellules des plis en même temps dans tout l'intestin.

Dans une même cellule, au début de l'apparition des enclaves fuchsinophiles, on ne voit qu'un ou deux amas mûriformes ovalaires, dont la taille moyenne n'est que la moitié ou les deux tiers de celle du noyau. Ils se trouvent toujours dans la moitié apicale de la cellule et chacun entouré d'une bordure claire, comme s'il était logé dans une vacuole. Ensuite, on constate que le nombre des amas mûriformes augmente jusqu'à atteindre 4 ou 5 dans une cellule (Pl. III, fig. 31). Souvent

plusieurs amas se fusionnent en un amas plus gros, quelquefois unique, et occupant toute la partie apicale de la cellule (Pl. III, fig. 25, 31).

Les granulations fuchsinophiles qui composent ces amas, sont souvent très petites. Elles sont toujours de même grossueur, non seulement dans un même amas, mais aussi dans tous les amas d'une même cellule. Elles conservent toujours la même taille, depuis leur apparition jusqu'à leur évacuation de la cellule. En général, ce sont des amas de ces petites granulations qu'on observe dans tout l'intestin.

On trouve cependant dans l'intestin de certaines chenilles, outre des amas mûriformes composés de ces petites granulations, d'autres amas composés de granulations plus grosses, de taille d'ailleurs variable (Pl. III, fig. 26, 30). En même temps, on trouve, dans certaines cellules, une grosse sphérule fuchsinophile, unique, ou parfois accompagnée de quelques granules également fuchsinophiles (Pl. III, fig. 25). Ces sphérules fuchsinophiles ont une structure peu homogène et semblent bien résulter de la fusion des granulations d'un amas mûriforme.

Au cours de l'apparition des enclavés fuchsinophiles, on ne voit jamais apparaître des granulations isolées, mais toujours des amas. Ces amas peuvent quelquefois se désagréger, mais toujours peu de temps avant leur évacuation.

Evacuation des enclaves et destruction des cellules cylindriques.

Les granulations fuchsinophiles peuvent être évacuées de deux façons. Souvent les amas mûriformes tombent tels quels dans la cavité intestinale. Dans d'autres cas, les granulations fuchsinophiles sont évacuées isolément après la désagrégation des amas. Dans l'un ou l'autre de ces processus, l'évacuation des enclaves est toujours accompagnée de la destruction des cellules qui les ont produites. Au cours de cette destruction, il se produit, outre les phénomènes que nous avons déjà notés lors de la dégénérescence des cellules absorbantes, des phénomènes plus complexes; tous ces phénomènes, qui ont été mal interprétés jusqu'à présent, méritent ici une description détaillée.

Pour faciliter l'exposé, nous classerons les différents processus de destruction des cellules d'après le mode d'évacuation des enclaves.

A) *Evacuation en masse des granulations fuchsinophiles.*

a) *Destruction des cellules cylindriques, sans modifications morphologiques préalables importantes.* — L'évacuation des granulations fuchsinophiles débute en général, comme leur apparition, par les cellules situées près du sommet des plis épithéliaux et après le décollement des membranes apicales.

Quand les amas mûriformes augmentent en nombre, ils gagnent progressivement la couche superficielle de la cellule (Pl. III, fig. 31). Lorsqu'ils arrivent au contact de la bordure en brosse, ils tombent dans la cavité intestinale.

Les grosses sphérules fuchsinophiles peuvent être éliminées de la même manière. Avant leur évacuation, elles se déplacent vers la surface de la cellule, en laissant derrière elles un large espace vide (Pl. III, fig. 25).

Dès la sortie du premier amas fuchsinophile, la cellule cylindrique commence à se détruire. A ce moment, on constate une dégénérescence rapide des filaments de sa bordure en brosse. Ces filaments disparaissent tout à coup, ou se raréfient et se pelotonnent avant leur résorption complète (*bd*, Pl. III, fig. 28).

Au cours de la dégénérescence de la brosse, le protoplasme de la cellule se détache peu à peu, d'abord dans la couche superficielle, puis dans toute sa moitié apicale, de sorte qu'à certains moments, la partie apicale de la cellule est creusée d'une large cavité, vide ou renfermant des granulations fuchsinophiles non encore évacuées (*ld*, Pl. III, fig. 28). Rappelons ici que, comme nous l'avons montré au chapitre II, ce stade particulier de la dégénérescence des cellules cylindriques sécrétantes, a été interprété à tort par certains auteurs comme une forme de transition entre les cellules cylindriques et les cellules caliciformes. Cet aspect des cellules cylindriques se présente également dans les autres modes de destruction des cellules sécrétantes que nous allons décrire, ainsi que dans les cellules absorbantes en voie de dégénérescence (*ld*, Pl. II, fig. 16, 17, 21).

Dans la plupart des cas, la desquamation des cellules se poursuit après l'expulsion complète des granulations fuchsinophiles, jusqu'à leur disparition totale. Dans d'autres cas, il se constitue, après la chute de la partie apicale de la cellule, des formations transitoires, ce sont alors des cellules raccourcies.

En général, la destruction des cellules cylindriques sécrétantes n'est pas isolée. Elle atteint, en même temps, un groupe de cellules voisines. Ainsi, on constate souvent que toutes les cellules du sommet d'un pli épithélial se desquament simultanément (Pl. III, fig. 30).

La desquamation des cellules sécrétantes donne des produits analogues à ceux que nous avons rencontrés dans la destruction des cellules absorbantes. Les cellules se détachent, soit en masses irrégulières, soit, outre celles-ci, en corpuscules sphériques ou vésicules (*v*, Pl. III, fig. 30), enveloppées chacune par une membrane. Les vésicules et les cellules raccourcies seront décrites encore ultérieurement.

b) *Destruction des cellules cylindriques précédée de modifications morphologiques notables.* — Dans bien des cas, les cellules cylindriques modifient leur forme dès le début de l'évacuation de leurs enclaves. Elles subissent un allongement notable (Pl. III, fig. 27) portant sur toutes leurs parties : leur partie basale s'effile, tandis que leur partie apicale se renfle et s'arrondit en un grand mamelon saillant dans la cavité intestinale. Ce mamelon s'entoure d'une membrane cellulaire de tous les côtés.

Les cellules ainsi allongées se coupent ensuite par des sections transversales successives en tronçons ou en corpuscules sphériques. A un certain niveau du mamelon, d'abord, apparaît un étranglement, et par là la partie distale du mamelon se sépare du reste de la cellule. Il se forme ainsi, dans la cavité intestinale, une vésicule entourée d'une membrane continue ou dépourvue de membrane dans la région de rupture.

Après le détachement d'une première vésicule, le reste de la cellule peut former un autre mamelon, limité par une nouvelle membrane, et donnant une vésicule semblable à la première mais plus petite. La même cellule allongée peut donc constituer successivement plusieurs mamelons et autant de vésicules, de tailles décroissantes.

Toutefois les cellules allongées ne se sectionnent pas toujours en corpuscules à contours réguliers; elles peuvent se couper simplement, sans étranglement préalable, en tronçons de formes variables, dépourvus de membrane continue.

Lorsque les masses mûriformes fuchsinophiles sont expulsées avant le détachement du mamelon, il se forme des mamelons creux. Mais, très souvent, elles se trouvent englobées dans les vésicules.

Les modifications que nous venons de décrire, caractérisées par l'allongement des cellules dans toute leur longueur, ne sont pas les plus fréquentes. Le plus souvent, l'étirement de la cellule ne porte que sur sa partie apicale. On peut ainsi voir une série de cellules contiguës, serrées entre elles par leurs parties basales et distinctes par leurs parties apicales qui forment autant de mamelons saillants (Pl. IV, fig. 32). Ces mamelons se détachent ensuite pour former des vésicules, tandis que les parties basales disparaissent par desquamation (Pl. III, fig. 29).

B) Evacuation isolée des granulations fuchsinophiles et dégénérescence complexe des cellules cylindriques.

Dans les cas qui précèdent, les amas mûriformes fuchsinophiles sont expulsés tels quels, au moment de la destruction de la cellule sécrétante. Dans le cas que nous allons examiner, les amas mûriformes subissent, avant de quitter la cellule, une désagrégation en granules isolés ou en groupes tout petits, qui sont expulsés séparément de la cellule, avant la destruction de celle-ci (Pl. III, fig. 26). Cette désagrégation se produit toujours pour les amas composés de granulations de tailles moyennes, rarement pour les autres.

Dans ce mode d'évacuation des granulations, les cellules, avant de se détruire, présentent très souvent des modifications morphologiques très complexes, qui ne se rencontrent pas dans les cas précédents.

Dans les cellules qui commencent à expulser leurs granulations dissociées, la bordure en brosse dégénère comme c'est la règle. Dès ce moment, le cytoplasme de la cellule présente deux zones (Pl. IV, fig. 34), séparées par le noyau qui conserve

sa position médiane : dans la zone basale, le cytoplasme est dense et garde son aspect filamenteux normal ; dans la zone apicale, qui renfermait les enclaves, le cytoplasme est clair, raréfié et a une structure plutôt granuleuse. Lorsque les granulations sont presque toutes évacuées, la partie apicale de la cellule se renfle notablement et son cytoplasme devient de plus en plus clairsemé (*ld*, Pl. IV, fig. 35). Elle se transforme ensuite en un gros mamelon (M) entouré d'une membrane. Tout ceci constitue le premier stade des modifications morphologiques de la cellule. A ce moment, l'aspect des cellules cylindriques en dégénérescence présente des analogies, d'ailleurs superficielles, avec des cellules caliciformes.

A partir de ce stade, le gros mamelon subit soit une simple desquamation immédiate (Pl. IV, fig. 35), soit d'autres transformations. Une de ces transformations, souvent constatée, consiste en un allongement plus ou moins marqué du mamelon, dont le protoplasme devient de plus en plus raréfié. En même temps la membrane du mamelon présente en certains points des plissements (M, Pl. IV, fig. 36, 37).

Les moins allongés de ces mamelons s'étranglent et se détachent en des vésicules volumineuses (*v*, Pl. IV, fig. 38). Les plus étirés se détachent en plusieurs vésicules, comme nous l'avons précédemment décrit pour les cellules allongées. Lorsque la première vésicule tombe, le reste du mamelon constitue une colonnette à l'extrémité libre ouverte (*cl*, Pl. IV, fig. 37) ou fermée par une membrane de nouvelle formation (*cl*, *m*, Pl. IV, fig. 39).

Toutes ces vésicules formées à partir de mamelons dilatés, sont claires, à contenu diffus et renferment rarement des granulations fuchsinophiles. Celles qui se détachent des mamelons à membrane plissée, sont elles-mêmes à contours sinueux (*v*, Pl. IV, fig. 36).

D'autre part, en même temps que la forme du mamelon se modifie, son contenu peut subir aussi des transformations. Durant la dilatation du mamelon, il apparaît, à son intérieur, une masse sphérique de protoplasme granuleux (*ve*, Pl. IV, fig. 36, 37) relativement dense, au sein du protoplasme raréfié. Cette masse sphérique acquiert une membrane limitante et devient ainsi une vésicule enfermée dans le mamelon non

encore complètement éclaté ; c'est donc une vésicule pour ainsi dire endogène.

Dans tous ces cas où les granulations fuchsinophiles sont expulsées isolément des cellules, les parties basales de ces dernières deviennent le plus souvent, après la chute du mamelon, des cellules raccourcies.

On observe parfois qu'après la disparition du contenu des mamelons dilatés, la membrane de ces mamelons subsiste et constitue, avec la nouvelle membrane apicale, un cadre de dimension variable à contours plissés, à la surface de la bordure en brosse régénérée par la cellule raccourcie (Pl. IV, fig. 40). Cet aspect serait difficile à interpréter, si l'on n'avait pas suivi toute l'évolution morphologique de la cellule.

La signification et l'origine des granulations fuchsinophiles.

La production des granulations fuchsinophiles dans le cytoplasme des cellules cylindriques a lieu périodiquement durant toute la vie larvaire de *Galleria*. Ces granulations se présentent toujours dans l'épithélium fonctionnel qui vient de se renouveler totalement à l'approche d'une mue. Elles ont complètement disparu, avec cette génération de cellules, dans l'épithélium des chenilles prises immédiatement après la mue. Elles réapparaissent de temps en temps, dans l'intervalle des mues, toujours accompagnées des phénomènes de destruction cellulaire que nous venons de décrire.

Les amas fuchsinophiles, une fois libérés dans la cavité intestinale, se dissocient en granules isolés, puis perdent leur colorabilité et disparaissent complètement.

Ces granulations sont acidophiles : elles sont toujours colorées admirablement par la fuchsine acide, assez bien par l'acide picrique, mais très mal par l'éosine.

Sur le tissu frais, on les distingue comme des masses mûriformes claires incluses dans le cytoplasme sombre. Elles en sont visibles avec les mêmes caractères dans l'épithélium fixé par les différents réactifs, qu'ils renferment ou non de l'acide osmique et de l'acide acétique.

Quelle est la signification de ces granulations fuchsinophiles

ou acidophiles? Ce ne sont ni des déchets, ni des réserves, ni des substances absorbées.

Elles se forment en effet dans des cellules qui terminent à peine leur développement : on peut, par conséquent, difficilement les considérer comme des produits de déchets.

Etant donné qu'on les rencontre dans l'intestin des chenilles mises au jeûne depuis plusieurs jours et chez lesquelles les cellules épithéliales fonctionnelles continuent à se renouveler comme d'habitude, on ne peut les considérer comme des substances de réserve.

Elles ne sont pas non plus des produits d'absorption, puisqu'elles sont toujours rejetées dans la cavité intestinale.

D'ailleurs, *la présence de granulations fuchsinophiles et la présence de graisse dans un épithélium s'excluent mutuellement.*

Par élimination, nous sommes conduits à penser que ces enclaves fuchsinophiles pourraient bien être les produits de la sécrétion digestive, mais nous ne pouvons fournir aucune preuve directe de cette hypothèse.

Certains auteurs (RUSS 1908, DEGENER 1908) ont déjà observé, dans les cellules épithéliales de l'intestin moyen des insectes, des granulations acidophiles et les ont généralement considérées comme des produits de sécrétion. Cependant les granulations observées par ces auteurs ne sont jamais très abondantes. Elles sont très petites d'ailleurs et toujours isolées, rappelant par ces caractères les granulations acidophiles que nous décrivons plus loin dans l'intestin des chenilles d'*Achroia*, mais bien différentes de celles de l'intestin de *Galleria*. Seules, les enclaves décrites par FRENZEL dans diverses espèces d'insectes rappellent, par une abondance relative, les granulations de *Galleria*.

Les granulations acidophiles, si abondantes et si caractéristiques, que nous avons décrites dans l'intestin de *Galleria*, ne semblent donc pas avoir d'équivalent chez les autres insectes étudiés. Elles n'ont pas été signalées par METALNIKOFF (1908) dans son travail sur *Galleria*.

Au sujet des origines des enclaves fuchsinophiles, il me paraît intéressant de rapprocher mes observations de celles de MILLOT (1926) sur l'intestin des Araignées.

D'après MILLOT, il existe dans l'intestin des Araignées une catégorie de cellules épithéliales, désignées par cet auteur sous

le nom de « cellules à ferment ». Ces cellules seraient purement sécrétantes et correspondraient par conséquent aux cellules caliciformes des Lépidoptères. Elles contiennent dans leur cytoplasme de grosses boules acidophiles et particulièrement fuchsinophiles. Selon MILLOT, ces enclaves prennent naissance dans le noyau à partir du nucléole. Elles s'accroissent pour former de grosses boules fuchsinophiles, qui passent ensuite directement dans le cytoplasme.

Malgré la présence que nous avons déjà signalée de quelques grains fuchsinophiles dans le noyau des cellules cylindriques de *Galleria*, nous ne pensons pas que les enclaves cytoplasmiques de ces cellules se forment de la même manière que chez les Araignées.

En effet, les grains fuchsinophiles du noyau sont généralement isolés, peu nombreux et toujours petits. Si les amas mûri-formes du cytoplasme provenaient directement de ces granulations nucléaires, ils devraient apparaître isolément dans le cytoplasme et s'y amasser par la suite. Or je n'ai jamais trouvé trace de cette concentration.

D'autre part, on peut trouver chez *Galleria*, des grains fuchsinophiles d'une forme plus ou moins semblable, dans le noyau des cellules de nombreux organes (muscles, tissu adipeux, etc.), et dans le noyau des cellules caliciformes. La fuchsinophilie ne semble donc pas indiquer une relation nécessaire entre des composants cellulaires. Les granulations fuchsinophiles du cytoplasme des cellules cylindriques pourraient bien être sans rapport direct avec les grains fuchsinophiles de leur noyau.

D'ailleurs, d'après leur abondance, les enclaves fuchsinophiles du cytoplasme ne semblent pas être l'œuvre unique du noyau. Je pense qu'elles peuvent être produites de la manière suivante : les cellules cylindriques sécrèteraient d'abord une ou plusieurs substances liquides non colorables, qui se concrèteraient ensuite en des masses de granulations fuchsinophiles de tailles variées.

D'après l'ensemble de leurs caractères, les enclaves fuchsinophiles semblent être de nature albuminoïde. Peut-être représentent-elles les diastases que METALNIKOFF (1908) a pu mettre en évidence dans l'extrait de l'intestin de *Galleria*.

En résumé, les granulations acidophiles, particulièrement fuchsinophiles, trouvées abondamment dans le cytoplasme des cellules cylindriques, ne sont ni des déchets, ni des réserves, ni des substances absorbées, elles sont peut-être le produit de sécrétion digestive. La production de ces granulations est périodique. Donc les cellules cylindriques de l'intestin moyen de *Galleria*, à certaines phases de la vie larvaire, sont toutes sécrétantes. Elles dégèrent au cours de l'évacuation des granulations fuchsinophiles et se détruisent ensuite.

III) Enclaves figurées dans le cytoplasme des cellules cylindriques d'*Achroia grisella*.

Bien que les chenilles de *Galleria* et celles d'*Achroia* aient le même mode de vie et surtout le même régime alimentaire, les phénomènes cytologiques de la sécrétion dans leurs cellules cylindriques se présentent de façon très différente. Chez *Achroia*, on trouve, à certains moments, dans le cytoplasme des cellules cylindriques, de très fines granulations basophiles formant des mottes irrégulières, groupées dans la partie apicale de la cellule (*sp*, Pl. V, fig. 45, 46). Ces mottes basophiles se déplacent progressivement vers la surface de la cellule, où elles sont évacuées. Leur évacuation est accompagnée, comme chez *Galleria*, d'une destruction complète de la cellule.

Dans la cellule cylindrique à mottes basophiles, dont la partie apicale est déjà gonflée ou vacuolisée, on trouve parfois quelques granules acidophiles (*gf*) et particulièrement fuchsinophiles parmi les substances basophiles (*sp*, Pl. V, fig. 47). Ces granules sont toujours isolés, petits et peu nombreux dans chaque cellule. On les rencontre d'autant plus fréquemment que les cellules cylindriques sont en état de dégénérescence plus avancée.

Les mottes basophiles, lorsqu'elles existent, se rencontrent dans la plupart des cellules cylindriques de l'épithélium. Les granules fuchsinophiles ne se rencontrent jamais, au contraire, que dans un petit nombre de cellules. Ils apparaissent toujours après les mottes basophiles et peuvent être considérés comme dérivés de ces dernières. Quant aux mottes basophiles, on peut les interpréter comme représentant une sécrétion.

Au moment de l'évacuation des mottes basophiles, les cellules cylindriques se détruisent par divers processus tout à fait comparables à ceux que nous avons décrits pour les cellules cylindriques de *Galleria*. Elles se détachent, soit par desquamation (Pl. V, fig. 48), soit par des sections transversales, après une phase de déformation (Pl. V, fig. 49, 50). Il se produit également des vésicules, des mamelons et des cellules raccourcies. La sécrétion basophile peut se trouver englobée dans les vésicules et dans les mamelons.

Je n'ai pas fait d'observations suivies sur l'absorption dans l'intestin d'*Achroia*. J'ai cependant observé des gouttelettes graisseuses dans l'épithélium desquamé de l'intestin moyen de certaines chenilles. Aussi je pense que, comme chez *Galleria*, les cellules cylindriques se détruisent à la fin d'une phase d'absorption comme à la fin de la phase de sécrétion.

§ 3. — Vue d'ensemble sur l'histophysiologie.

I) *Les processus de dégénérescence cellulaire et les formations qui en dérivent.*

D'après ce que nous avons décrit dans les deux paragraphes précédents, on peut dire que, d'une manière générale, la dégénérescence des cellules cylindriques, au cours de l'évacuation de leurs enclaves fuchsino-philes, ou à la fin d'une phase d'absorption, se réalise par deux processus principaux, soit par une desquamation irrégulière, soit par des sections transversales après étirement de la cellule. Dans ces deux processus, il se produit, outre des résidus spongieux d'aspect variable, trois sortes de formations : cellules raccourcies, corpuscules sphériques (ou vésicules) et mamelons. La formation de mamelons est le plus caractéristique du second processus.

Ces trois sortes de formations peuvent à leur tour produire, par leur combinaison, des aspects qui ont conduit les auteurs à des erreurs d'interprétation et méritent ici une étude spéciale.

a) *Les cellules raccourcies.* — Nous avons déjà signalé (p. 54 et p. 63), au cours de la dégénérescence des cellules cylindriques absorbantes ou sécrétantes, des formations transitoires,

constituées par la partie basale de la cellule et auxquelles nous avons donné le nom de *cellules raccourcies*. Nous les étudions maintenant avec quelques détails.

Caractères généraux. — Les cellules raccourcies se produisent plus fréquemment aux dépens des cellules sécrétantes que des cellules absorbantes. Dans les cellules sécrétantes, les enclaves fuchsinophiles ne se trouvent généralement que dans la partie apicale. Le protoplasme de cette région est souvent altéré relativement à celui de la partie basale. Aussi celle-ci peut-elle se maintenir en place, tandis que la partie apicale se détache avec les enclaves.

La hauteur des cellules raccourcies peut tomber au tiers de celle de la cellule intacte (*r*, Pl. IV, fig. 35, 37, 39). Elle correspond le plus généralement à la moitié, ou aux deux tiers de cette hauteur (*r*, Pl. II, fig. 21, 22, 23, Pl. III, fig. 31, Pl. IV, fig. 36, 38, 40, 41, 42, 43, 44).

Il est assez fréquent que les cellules raccourcies soient dépourvues de noyau. Lorsque le noyau de la cellule dégénérée ne s'est pas détaché avec la partie apicale de la cellule, on le retrouve au voisinage de la surface de la cellule raccourcie (*r*, Pl. II, fig. 22, Pl. IV, fig. 36, 38, 41, 43, 44). En général, le noyau ne descend pas beaucoup vers la base de la cellule raccourcie ; c'est le contraire, comme on le verra, dans les cellules raccourcies de l'épithélium pronymphal ou nymphal.

On rencontre parfois, dans les cellules raccourcies de l'épithélium absorbant, des gouttelettes graisseuses (*r*, Pl. II, fig. 22, 23) et dans celles de l'épithélium sécrétant, des granulations fuchsinophiles (*r*, Pl. IV, fig. 35, 38, 40, 41, 44). Toutes ces enclaves semblent bien être produites avant le raccourcissement de la cellule. Cependant les cellules raccourcies pourvues de noyau doivent avoir encore une certaine activité de fonctionnement.

Les cellules raccourcies, qu'elles soient ou non pourvues de noyau, ne croissent jamais et ne régénèrent jamais leurs parties perdues. Elles sont des formations transitoires, destinées à être détruites. Cependant leur couche superficielle peut présenter une évolution intéressante.

Différenciation d'une nouvelle bordure en brosse. — La surface des cellules raccourcies peut être nue, formée par une

couche de protoplasme raréfié, où on peut voir la trace de desquamation (*r*, Pl. IV, fig. 36, 43). Il apparaît assez souvent, sur cette surface, un faisceau de filaments parallèles qui se colorent de la même manière qu'une bordure en brosse. Comme nous l'avons signalé (p. 38), ces filaments parallèles nouvellement différenciés peuvent être très serrés, très longs et inégaux (*br*, Pl. IV, fig. 38, 39).

Il se différencie parfois, dans les cellules raccourcies, une véritable bordure en brosse, possédant l'aspect typique (*br*, Pl. II, fig. 22, 23, Pl. IV, fig. 37, 40, 42, 44). La figure 44 (Pl. IV) nous offre un exemple net et certain de ce phénomène. A droite de la figure, la cellule a perdu sa partie apicale et son noyau est sur le point de se détacher. A gauche, les éléments contenant encore quelques granulations fuchsinophiles sont des cellules raccourcies caractérisées, comme l'indique leur hauteur et l'absence de noyau. Leur bordure en brosse typiquement différenciée est donc bien de nouvelle formation. D'une manière générale, la différenciation d'une nouvelle brosse n'implique pas la présence du noyau. Elle est d'ailleurs indépendante de la hauteur de la cellule raccourcie, c'est-à-dire de la quantité de protoplasme.

La différenciation de la nouvelle brosse est parfois très précoce. Aussi les filaments de cette brosse peuvent-ils apparaître à la surface d'une cellule raccourcie en voie de constitution et être enfermés dans un gros mamelon (M) à contenu déjà très dégénéré (*br*, Pl. IV, fig. 37, 38).

b) *Les corpuscules sphériques* (ou vésicules). — Les corpuscules sphériques, ou vésicules, se produisent dans tous les modes de destruction des cellules cylindriques absorbantes ou sécrétantes. Les plus grosses vésicules proviennent de l'étranglement d'un mamelon, dans le cas où la cellule se détruit par section transversale. Dans le cas où les cellules se détruisent par desquamation, les vésicules s'ébauchent au moment du détachement du protoplasme, dont certaines portions s'arrondissent et acquièrent en même temps une membrane. Dans certains cas, les vésicules se forment au sein même du mamelon pas encore complètement éclaté (voir p. 63).

Les vésicules qui se produisent par ces divers processus de

desquamation cellulaire sont souvent relativement petites.

Il est intéressant de noter que les vésicules sont toujours pourvues d'une membrane protoplasmique nette, qui paraît souvent plus épaisse dans les grosses vésicules que dans les petites. Voici l'interprétation qu'on peut donner à ce fait. On sait qu'une membrane se forme immédiatement à la surface d'un fragment de protoplasme libre dans un liquide. Cette membrane protoplasmique a été considérée comme résultant de l'action de la tension superficielle et de quelques modifications du protoplasme périphérique dues au contact du milieu extérieur. La formation de la membrane des vésicules, ainsi que de celle des mamelons, dans le détachement des cellules cylindriques, me semble résulter d'un mécanisme comparable.

Très souvent les vésicules contiennent simplement du protoplasme dégénéré, vacuolisé. Parfois le contenu des petites vésicules paraît assez dense. En outre, des vésicules peuvent englober le noyau cellulaire détaché et des substances absorbées ou sécrétées, suivant la phase du fonctionnement de l'épithélium dans lequel elles se produisent. D'autre part, les vésicules qui ne sont pas détruites dans la cavité de l'intestin moyen, sont expulsées avec les excréments, car on peut les voir accumulées dans la cavité de l'intestin postérieur.

De cet ensemble de faits, il résulte que *les vésicules ne peuvent être considérées que comme des portions de cellules dégénérées.*

c) *Les mamelons.* — Les mamelons sont de dimensions variées. Les gros mamelons sont formés par l'étirement de la partie apicale d'une cellule cylindrique.

Les petits mamelons se produisent de diverses façons. Ils peuvent se former aux dépens du pied d'une cellule allongée, aussi bien dans les cellules absorbantes (*m*, *mm*, Pl. II, fig. 18, 19) que dans les cellules sécrétantes (*mm*, Pl. III, fig. 27, 29).

Dans d'autres cas, les petits mamelons naissent à la façon des vésicules, au cours de la desquamation de la partie apicale d'une cellule, qu'elle soit ou non en forme de mamelon. Une portion de protoplasme résiduel forme sur place un petit mamelon, qui reste en contact avec la surface de la cellule rac-

courcie en voie de se constituer (Pl. III, fig. 29). Dans certains cas, on peut voir un petit mamelon, encore attaché à la surface d'une cellule raccourcie, qui vient de différencier une bordure en brosse (*m*, Pl. II, fig. 41, 42). Les petits mamelons ainsi produits prennent fréquemment naissance au cours des divers modes de destruction des cellules accompagnant l'évacuation en masse des granulations fuchsinophiles. Ils se produisent également aux dépens des cellules absorbantes.

Dans certains cas, d'ailleurs rares, les petits mamelons se forment à la manière d'une vésicule endogène. Lorsque le contenu d'un mamelon dilaté se morcelle, il peut s'y former une petite masse ovale de protoplasme granuleux, rattachée par une bande protoplasmique à la future surface de la cellule raccourcie (*me*, Pl. IV, fig. 38). Cette formation se trouve entourée d'une membrane, lors de la déhiscence du gros mamelon.

Remarquons que, dans les mamelons grands ou petits, comme dans les vésicules, on rencontre souvent, suivant les cas, soit des gouttelettes graisseuses (Pl. II, fig. 18, 19, 22), soit des granulations fuchsinophiles (Pl. III, fig. 27, 29, Pl. IV, fig. 32).

Lorsqu'on suit, stade par stade, l'évolution de la cellule, on se persuade sans difficulté que les mamelons de taille différente, sont, comme les vésicules qui en dérivent, des portions de cellules absorbantes ou sécrétantes dégénérées.

La présence des mamelons à côté des cellules raccourcies fournit, sur les coupes, des images complexes, difficiles à interpréter d'une manière exacte.

Les mamelons de grande ou moyenne taille, formés par l'étirement de cellules cylindriques absorbantes ou sécrétantes, se trouvent souvent en saillie parmi des cellules raccourcies (Pl. II, fig. 22, Pl. IV, fig. 32, 37, 38, 39), c'est-à-dire parmi des cellules dont la partie apicale a dégénéré. Or, les auteurs prennent généralement ces aspects de la dégénérescence cellulaire pour des stades de sécrétion ou d'excrétion. Aussi considèrent-ils les cellules fortement étirées comme en état d'activité sécrétoire, et les mamelons saillants qu'elles portent, comme des substances sécrétées en cours d'évacuation. Les cellules raccourcies seraient au contraire pour eux des cellules à l'état de repos.

La présence de petits mamelons crée encore sur les coupes des images que les auteurs considèrent comme très démonstratives pour la théorie classique de la sécrétion intestinale des Insectes que je vais exposer. Ce sont aussi ces images qui conduisent les auteurs aux erreurs les plus communes et les plus profondes.

En réalité, dans la plupart des cas, on peut constater, par un examen soigneux, que ces petits mamelons ne sont pas en relation avec des cellules normales, ni avec les cellules raccourcies avoisinantes. Leur partie basale est masquée dans les coupes par ces cellules (*mm*, Pl. II, fig. 18), ou bien leur pied effilé se trouve intercalé entre elles (*m*, Pl. II, fig. 18; *mm*, pl. IV, fig. 41). Ainsi la fig. 43 (Pl. IV) montre une série de petits mamelons surmontant des cellules raccourcies et même une cellule caliciforme, avec lesquelles ils n'ont aucun rapport.

Lorsque les petits mamelons (*m*, Pl. IV, fig. 41, 42) sont réellement en relation avec le cytoplasme des cellules qu'ils surmontent, on peut constater que ces cellules sont toujours des cellules raccourcies. *La signification de ces cellules raccourcies, en particulier la présence d'une bordure en brosse régénérée, n'a jamais été comprise par les auteurs qui les considèrent comme des cellules normales.* De leur côté, les petits mamelons qui se trouvent, soit à la surface des cellules raccourcies, soit à côté d'elles ou de cellules normales, sont pris par les auteurs pour des gouttes de sécrétion en train de se détacher de cellules épithéliales en état d'activité.

En somme, les mamelons de taille différente sont toujours des portions de cellules dégénérées et non des produits sécrétés par la cellule. Leur présence comme celle de vésicules, indique toujours la dégénérescence de l'épithélium et non pas un état fonctionnel.

Comme on le verra, pendant la métamorphose de *Galleria*, on trouve encore une sécrétion intestinale, sous forme de granulations acidophiles. A ce même stade, la dégénérescence cellulaire donne également naissance à des mamelons, des vésicules et des cellules raccourcies. Quoique ces deux ordres de phénomènes (sécrétion intestinale et dégénérescence cellulaire) coexistent dans l'intestin pendant toute la vie de l'animal, ils se distinguent toujours nettement les uns des autres.

II) *Conclusions de l'étude histophysiologique.*

1. Nous considérons les cellules cylindriques de l'intestin moyen des chenilles de *Galleria* comme étant dans une phase d'absorption lorsque l'épithélium renferme des gouttelettes graisseuses. Nous les considérons comme étant dans une phase de sécrétion lorsque l'épithélium présente des enclaves cytoplasmiques et fuchsinophiles.

2. A la fin d'une phase d'absorption comme à la fin d'une phase de sécrétion, les cellules cylindriques se détruisent complètement.

3. La même cellule cylindrique ne peut donc jamais fonctionner alternativement comme cellule absorbante et comme cellule sécrétante. Il doit exister des générations de cellules cylindriques toutes absorbantes et des générations de ces cellules toutes sécrétantes, car on n'observe généralement pas la coexistence dans un même épithélium, de gouttelettes graisseuses et d'enclaves fuchsinophiles.

4. Au cours de la dégénérescence des cellules cylindriques, dans la phase d'absorption comme dans la phase de sécrétion, il se produit, par divers mécanismes, des formations de dimensions variées, désignées par nous sous le nom de *mamelons* et de *corpuscules sphériques* (vésicules des auteurs). Ces formations sont toujours en rapport avec la destruction cellulaire et représentent des portions de cellules dégénérées. Leur production n'a aucun rapport avec la sécrétion intestinale.

5. Au cours de la dégénérescence, les cellules peuvent subsister momentanément après avoir perdu une portion de leur partie apicale, sous forme d'éléments de taille réduite : les *cellules raccourcies*. A la surface libre de celles-ci, il peut se différencier une bordure en brosse d'aspect normal ou parfois d'aspect aberrant.

III) *Discussion sur l'histophysiologie intestinale.*

Les conclusions précédentes sont en plein désaccord avec les données généralement admises chez les Insectes. Aussi me paraît-il nécessaire de confronter mes observations avec celles des auteurs.

1° *Exposé des données classiques.*

a) *Les prétendus phénomènes de sécrétion et d'absorption.* — Selon VAN GEUCHTEN (1890), dans l'intestin moyen des larves du Diptère : *Ptychoptera contaminata*, les cellules sécrétantes et les cellules absorbantes sont « groupées ensemble à des endroits parfaitement déterminés ». Les cellules absorbantes occuperaient la région médiane de l'intestin entre deux régions sécrétantes.

L'auteur distingue deux aspects des cellules sécrétantes : elles seraient « au repos, aussi longtemps qu'au niveau de leur surface libre la membrane ne fait pas saillie ». Elles seraient « en activité », dès qu'il y a soulèvement de cette membrane. La même cellule sécrétante passerait alternativement par ces deux aspects.

Nous verrons plus loin comment l'auteur a pu caractériser les cellules épithéliales absorbantes.

VOINOV (1898) retrouve dans les cellules épithéliales de l'intestin moyen des larves d'Odonates, les deux phases distinguées par VAN GEUCHTEN. Cependant il constate, comme les autres auteurs que je cite dans la suite, que les prétendus phénomènes de sécrétion se déroulent dans toute l'étendue de l'intestin moyen. D'autre part, en nourrissant l'animal de colorants et de graisses, il constate que « des cellules contenant des graisses se trouvent en même temps à l'état d'activité sécrétoire » ; « de sorte que nous pouvons dire que la cellule intestinale peut accomplir en même temps ses deux principales fonctions, de sécrétion et d'absorption » (p. 478).

Selon Mc DUNOUGH (1909), dans l'intestin moyen des larves du Nevroptère *Chrysopa perla* L., les cellules épithéliales au repos portent une bordure en brosse. Lorsqu'elles sont en activité sécrétoire, les bordures en brosse d'un groupe de cellules se détachent en bloc comme l'avait vu VOINOV. Ensuite les mêmes cellules à surface nue entreraient dans une phase d'absorption. Elles acquerraient ensuite une nouvelle bordure en brosse vers la fin de cette phase et à l'approche de la phase de repos.

Sa conclusion est nettement différente de celle des deux auteurs précédents : *das Mitteldarmepithel (wird) von homo-*

morphen Zellen gebildet; die abwechselnd die Funktionen der Secretion und Absorption ausführen (p. 328).

- Examinons maintenant les faits relatifs aux Lépidoptères.

DEGENER (1908) observe dans l'intestin moyen des chenilles de *Deilephila euphorbiæ* L. deux stades dans la phase de sécrétion : un stade de repos et un stade d'activité. Selon lui, d'une part, les phases de sécrétion se succéderaient sans cesse ; d'autre part, l'absorption et la sécrétion ne pourraient s'effectuer simultanément dans une même cellule. Aussi DEGENER est-il conduit à admettre que les cellules cylindriques sont dépourvues de la fonction d'absorption et que « man (wird) zunächst kaum für wahrscheinlich halten, dass die Epithelwand des Mitteldarmes ausser der sezernierenden und auflösenden noch eine resorbierende Tätigkeit entfalte » (p. 97).

Enfin SHINODA (1926), étudiant l'intestin des chenilles de divers Lépidoptères, émet une opinion très semblable à celle de Mc DUNNOUGH. Pour lui, les cellules cylindriques seraient alternativement absorbantes et sécrétantes. « When the absorption is over, dit-il, the accumulation of secretory granules begins, ... » (p. 105). Il conclut que les cellules cylindriques « are able to secrete and to absorb ... » (p. 106).

b) *Les prétendus processus de sécrétion et d'excrétion.* — VAN GEHUCHTEN (1890) a décrit, pour la première fois, en détail, les processus de sécrétion et d'excrétion dans l'intestin des larves de *Ptychoptera contaminata*. Voici quelques phrases essentielles extraites de son exposé :

« Lorsque la cellule épithéliale au repos commence à sécréter, c'est-à-dire à élaborer dans son corps protoplasmique les substances destinées à être déversées dans le canal intestinal, la tension intracellulaire doit augmenter et cela en proportion de la quantité de la matière élaborée ». Pour l'auteur, il existe une membrane permanente à la base de la bordure en brosse. A la suite de l'augmentation de la tension interne de la cellule, certains « points faibles » de cette membrane basale céderaient. « A ces endroits, la membrane cellulaire se soulève. Cette partie soulevée glisse entre les filaments voisins du plateau, qui sont écartés et les produits élaborés viendront faire saillie au-dessus du bord libre du

« plateau, sous la forme d'une vésicule plus ou moins volumi-
« neuse, transparente et homogène sur des cellules vivantes,
« à contenu finement granuleux après l'action des réactifs fixa-
« teurs ». — « Si les produits à excréter s'élaborent lente-
« ment, ils peuvent passer tous dans la même vésicule sail-
« lante ; elle se gonfle de plus en plus, la partie étranglée qui
« traverse le plateau devient relativement de plus en plus
« grêle et finira par se rompre par étranglement. En même
« temps donc que la cellule se referme, la vésicule cristalline
« renfermant les produits de sécrétion devient libre et peut se
« mélanger aux substances alimentaires. A ce moment la cel-
« lule épithéliale a sécrété, elle a excrété les produits élaborés
« et repris l'aspect d'une cellule glandulaire au repos, capable
« de recommencer encore plusieurs fois le même processus »
(pp. 238-239).

Les formations que nous avons désignées sous le nom de mamelons correspondent aux vésicules non encore étranglées de VAN GEHUCHTEN. Le gros mamelon est pour cet auteur, formé de la manière suivante : « toute la membrane basale peut se
« soulever en une fois et former dans la cavité intestinale une
« saillie aussi large que la cellule elle-même. Il est excessive-
« ment fréquent et il arrive très souvent que, sur une certaine
« étendue de la paroi intestinale, la plupart des cellules épithé-
« liales sont ainsi surmontées de vésicules volumineuses »
(p. 240).

La grande majorité des auteurs plus récents ont adopté le point de vue de VAN GEHUCHTEN sur le mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion, pour les groupes d'insectes autres que les Lépidoptères, citons : SADONES 1895 (Névroptères), CUÉNOT 1895 (Orthoptères), VOINOV 1898 (Névroptères), RUSS 1908 (Trichoptères), MC DUNNOUGH 1908 (Névroptères), DEGENER 1910 (Coléoptères), BLUCK 1924 (Coléoptères).

Examinons seulement en détail les travaux relatifs aux Lépidoptères.

Dans leurs travaux sur le Ver à soie, VERNON (1905) et FOA (1917) ont fait des constatations semblables à celles de VAN GEHUCHTEN.

DEGENER, dans plusieurs travaux, notamment dans son travail sur les chenilles de *Deilephila euphorbiae* (1909), accepte

entièrement, en ce qui concerne la sécrétion intestinale, la manière de voir de VAN GEUCHTEN. Dans son article du *Handbuch der Entomologie* de SCHRÖDER (1912-1913), il considère ses propres résultats comme représentant le phénomène général dans la sécrétion intestinale des Insectes : « Der Sekretions-
« vorgang der Sphærocyten (cellules cylindriques) (fig. 184),
« wurde von vielen Autoren, besonders eingehend von
« v. GEUCHTEN (1890) und mir (1909) studiert. In allen wesent-
« lichen Punkten besteht Uebereinstimmung bei den zahlrei-
« chen Insekten, welche beobachtet wurden ». — « Indem die
« flüssige Sekretmasse durch das Rhabdorium, seine Stäbchen
« auseinanderdrängend, hindurchtritt, nimmt sie die Form
« einer Kugel an, welche sich peripherisch mit einem zarten
« Häutchen umgibt. Bald treten mehrere, bald nur eine Sek-
« retkugel an jeder Zelle auf. Ihr von dem Häutchen ums-
« chlossener Inhalt erscheint (an fixiertem Material) entweder
« ganz hyalin oder körnelig » (p. 275).

SHINODA (1926), étudiant les chenilles de *Dictyoplaca japonica*, conclut : « The mode of the secretion is alveolar (Blasen-förmige) and the secretion is emitted in the same manner as described by VAN GEUCHTEN (1890) » (p. 113).

Enfin MÉTALNIKOFF (1908) conclut de la même manière pour le mécanisme de la sécrétion dans l'intestin des chenilles de *Galleria* : « Quant à moi, je ne puis que confirmer les observations de VAN GEUCHTEN et VOINOV » (p. 513).

2° Critique de la théorie de VAN GEUCHTEN, ou théorie vésiculaire de la sécrétion.

Comme nous venons de le montrer, les auteurs ont tout simplement adopté la manière de voir de VAN GEUCHTEN sans y ajouter aucun argument sérieux : ils considèrent comme sécrétantes les cellules épithéliales qui produisent les vésicules. Le travail de VAN GEUCHTEN doit donc être pris comme seule base de discussion pour la théorie de l'excrétion sous forme de vésicules.

Voyons d'abord sur quels faits s'appuie VAN GEUCHTEN pour déterminer la nature absorbante ou sécrétante des cellules épithéliales.

Les cellules absorbantes seraient, d'après lui, caractérisées par la présence d'enclaves albuminoïdes et la structure spéciale de leur bordure en brosse. Les cellules épithéliales de la région médiane de l'intestin moyen contiendraient des enclaves albuminoïdes, visibles sur le tissu frais et disparues dans les préparations. Après avoir discuté les deux interprétations possibles : produits de sécrétion ou substances absorbées, l'auteur conclut : « nous croyons que la seconde *hypothèse* ⁽¹⁾ est plus conforme à la réalité. Pour nous, les cellules chargées d'enclaves albuminoïdes sont des cellules absorbantes ».

D'après VAN GEUCHTEN, la bordure en brosse des cellules sécrétantes serait limitée par une membrane sur ses deux faces (membrane périphérique et membrane basale). La membrane basale de la bordure en brosse ferait défaut dans les cellules absorbantes, où, dit-il, « la structure spéciale du plateau, structure différente de celle qu'on observe pour les cellules épithéliales véritablement glandulaires ou sécrétantes, doit *faire supposer* ⁽¹⁾ une fonction physiologique différente ».

Nous voyons donc que la distinction faite par VAN GEUCHTEN entre les cellules absorbantes et les cellules sécrétantes ne repose que sur de pures hypothèses. La différence qu'il invoque dans la structure de la bordure en brosse n'a d'ailleurs, comme nous le verrons plus loin, reçu aucune confirmation.

D'autre part, il importe de remarquer que *la structure tout à fait spéciale* décrite par VAN GEUCHTEN pour l'intestin moyen des larves de *Ptychoptera*, avec des cellules épithéliales parfaitement groupées, au point de vue du fonctionnement, en trois régions distinctes, *n'a jamais été retrouvée chez d'autres insectes*. Il y a là, à mon avis, un point capital dans la discussion, dont on n'a jamais tenu compte.

En premier lieu, l'attribution faite par VAN GEUCHTEN, d'un rôle absorbant ou sécrétant aux cellules épithéliales, ne nous semble donc pas fondée.

Voyons maintenant si le mécanisme de l'excrétion en vésicules proposé par VAN GEUCHTEN peut être admis.

D'après cet auteur, la membrane de la vésicule ne serait autre que la membrane basale de la bordure en brosse. Ce

⁽¹⁾ Non souligné dans le texte original.

Tchang Yung-Tai.

serait donc la « membrane cellulaire » ou protoplasmique, membrane qui a « l'aspect ponctué ».

Dans une autre publication, VAN GEHUCHTEN (1893) admet encore que cette membrane, bien qu'elle soit déjà mince comme « une strie étroite et foncée », puisse encore s'étirer et s'amincir au cours du gonflement de la vésicule.

Or, tous les auteurs qui ont adopté la théorie de VAN GEHUCHTEN et décrit une membrane aux vésicules, n'ont jamais signalé l'existence de cette membrane basale de la bordure en brosse. Mes propres observations confirment ce fait : à la base de la bordure en brosse des cellules cylindriques, il n'existe généralement pas de membrane, sauf dans quelques cas très exceptionnels. Les mamelons et les vésicules présentent au contraire, toujours une membrane nette.

D'autre part, même si l'on admet, avec VAN GEHUCHTEN, que les cellules épithéliales sont constamment pourvues d'une membrane faible et ponctué, il me paraît difficile de concevoir comment une telle membrane pourrait résister, sans se rompre, à la tension interne de la cellule, pourtant assez considérable pour faire saillir en vésicules une partie du contenu cellulaire. On ne constate pas non plus que la membrane des grosses vésicules soit plus mince que celle des petites, comme le voudrait la théorie de VAN GEHUCHTEN. J'ai même observé le contraire (voir p. 73).

Il paraît certain que la membrane de la vésicule n'est pas celle de la bordure en brosse, comme les autres auteurs l'ont déjà entrevu. Le mécanisme de l'excrétion supposé par VAN GEHUCHTEN est donc très discutable.

Un troisième point à envisager est l'aspect du produit de sécrétion. VAN GEHUCHTEN et les auteurs qui ont adopté sa théorie sont d'accord pour présenter la sécrétion vésiculaire comme un liquide homogène, qui peut être précipité par les réactifs sous la forme de fines granulations. FRENZEL (1891) et VIGNON (1901) ont déjà critiqué ce point. Quant à nous, nous ferons observer, en premier lieu, qu'il est difficilement explicable qu'une telle goutte de sécrétion s'entoure toujours d'une membrane protoplasmique. En second lieu, le cytoplasme normal et encore le cytoplasme de cellules en dégénérescence se présentent aussi sous l'aspect de fines granulations. Il n'est

donc pas suffisamment bien établi que le contenu de vésicules est un produit de sécrétion.

En résumé, les conclusions du travail de VAN GEHUCHTEN sur la sécrétion intestinale de *Ptychoptera*, ne peuvent être considérées que comme des hypothèses plus ou moins solidement fondées. Il est regrettable que ces hypothèses aient été trop souvent adoptées comme des faits établis, sans étude de contrôle de la part des auteurs.

D'autre part, les vésicules de sécrétion décrites par VAN GEHUCHTEN présentent, aux points de vue de leur forme et de leur structure, une analogie remarquable avec les formations que j'ai désignées sous les noms de mamelons et de corpuscules sphériques (ou vésicules) et, qui se produisent au cours de la destruction des cellules cylindriques dans l'intestin de *Galleria*. Les images que VAN GEHUCHTEN et d'autres auteurs ont interprétées comme des stades d'excrétion en vésicules, ont été retrouvées par nous pendant la formation de ces mamelons et interprétées comme des aspects de la dégénérescence de cellules (pp. 73-75).

Par conséquent, *le prétendu mécanisme de l'excrétion en vésicules dans la sécrétion intestinale des Insectes, généralement admis jusqu'ici, ne serait autre que le mécanisme de la destruction des cellules épithéliales que nous avons décrit dans l'intestin de Galleria.*

Ainsi, les cellules épithéliales qui produisent les vésicules, ne sont pas du tout, comme l'ont dit les auteurs, en état d'activité sécrétoire, mais bien, au contraire, en dégénérescence, soit à la fin d'une phase d'absorption, soit à la fin d'une phase de sécrétion. Les cellules que les auteurs considèrent comme à l'état de repos, doivent être, ou bien des cellules plus ou moins raccourcies avec une bordure en brosse régénérée, ou bien des cellules normales en pleine activité dans une de ses phases de fonctionnement.

Les conclusions de DEGENER, suivant lesquelles l'intestin moyen des chenilles de *Deilephila* serait en constant état de sécrétion et serait dépourvu de pouvoir d'absorption, ne peuvent être admises. Les prétendus phénomènes de sécrétion, constatés par DEGENER, correspondent aux phénomènes de destruction cellulaire que nous avons étudiés chez nos chenilles de Lépidoptères.

Les conclusions de SHINODA, suivant lesquelles les cellules épithéliales seraient alternativement absorbantes et sécrétantes ne sont pas non plus exactes et ne reposent d'ailleurs que sur des hypothèses.

Je pense que, dans l'intestin de chenilles de tous les Lépidoptères, et même probablement aussi dans l'intestin des autres groupes d'Insectes, l'évolution des cellules fonctionnelles doit être la même que celle que j'ai décrite précédemment, car la présence des vésicules a été reconnue par les auteurs chez tous les animaux étudiés.

Quant à la sécrétion intestinale, il est probable que, comme la sécrétion des cellules caliciformes des Lépidoptères, elle est liquide, invisible sur les coupes chez beaucoup d'Insectes. Lorsque la sécrétion intestinale se présente sous la forme figurée, son aspect doit être très variable, puisqu'il est différent déjà chez les deux espèces très voisines de Lépidoptères que nous avons étudiées.

Je dois ajouter ici quelques mots. Certains auteurs, VIGNON par exemple, en critiquant la théorie de VAN GEHUCHTEN, ont prétendu que toutes les vésicules étaient produites artificiellement par l'action des réactifs histologiques sur les cellules. Il n'est pas impossible qu'il s'en produise de cette manière, mais, dans mes observations, les mamelons et les vésicules ne sont certainement pas des productions artificielles, car elles ne se présentent généralement que dans une portion de l'épithélium et manquent dans les autres qui ont cependant subi l'action des mêmes réactifs.

CHAPITRE IV

MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DE L'INTESTIN MOYEN PENDANT LA MÉTAMORPHOSE

Jusqu'au début de la métamorphose, les trois parties de l'intestin ont encore les mêmes proportions relatives que chez la chenille jeune. Ainsi, chez les chenilles parvenues à leur taille maxima (28 millimètres de longueur), l'intestin moyen occupe la moitié de la longueur du corps, soit 14 millimètres environ.

La longueur des chrysalides de *Galleria* ne dépasse pas en général 15 millimètres. L'intestin moyen des chrysalides du premier jour (prises un jour après la mue nymphale), représente encore la moitié de la chrysalide. Mais, à partir de ce moment, tandis que la taille de la chrysalide reste stationnaire, le volume de l'intestin moyen décroît d'une manière très remarquable. Il ne représente que le $\frac{1}{8}$ de la longueur de la chrysalide prête à éclore, tandis que l'intestin antérieur en représente $\frac{3}{8}$, et l'intestin postérieur la moitié restante.

Cette évolution morphologique de l'intestin au cours de la métamorphose n'est pas moins intéressante à étudier que son évolution histologique. Elle ne peut être négligée si l'on veut comprendre l'ensemble des phénomènes qui se passent dans l'intestin nymphal.

§ I. — Evolution morphologique : régression de l'intestin.

La régression en volume de l'intestin moyen doit être un phénomène très général pendant la métamorphose des Insectes et en particulier des Lépidoptères. Elle n'a pas bien attiré l'attention des auteurs qui ont étudié l'intestin à ce stade du développement. Ils se sont, en général, bornés à la signaler, sans apporter à son sujet aucune précision.

Seul Hirowa Ito (1920) a donné une description anatomique complète et une vingtaine de figures, montrant la décroissance de l'intestin moyen chez *Bombyx mori*. Chez ce Lépidoptère, les dimensions de l'intestin moyen, qui, au début du filage du cocon, sont de 36 millimètres de longueur sur 8 millimètres de largeur, tombent à 14 millimètres sur 5 millimètres chez la chrysalide du premier jour et diminuent ensuite progressivement jusqu'à atteindre 7 millimètres sur 4 millimètres, chez l'imago prêt à éclore.

Bien que Hirowa Ito ait étudié l'histologie de l'intestin nymphal, il n'a pas élucidé le processus histologique par lequel se produit cette diminution de volume.

Ce processus histologique a été décrit une seule fois chez les Insectes par Russ (1908). D'après cet auteur, le raccourcissement de l'intestin moyen du Trichoptère *Anabolia leviss* s'effectuerait d'une manière très brutale. L'intestin se contracterait fortement pendant la pronymphose et se plisserait dans toute son étendue. Chez la nymphe du premier jour, il se formerait, dans tout le tiers médian de l'intestin moyen, un gros plissement circulaire (*Ringwulst*), qui pénétrerait dans la lumière intestinale si profondément qu'il couperait complètement la communication entre les deux autres parties. L'intestin conserverait cet aspect pendant les deux jours suivants. Puis, le plissement circulaire se séparerait du reste de l'intestin moyen en laissant subsister de celui-ci deux tronçons isolés qui ne se réuniraient qu'ultérieurement.

Observations personnelles.

Du début du filage du cocon jusqu'à la mue nymphale de *Galleria* s'écoulent 5 jours environ. Au premier de ces 5 jours, la chenille est très grosse. Son intestin moyen est plein de nourriture et a la forme habituelle de massue avec un gros bout antérieur (Pl. IV, fig. 58). Son épithélium présente de nombreux et grands plissements. Pendant les jours suivants, la chenille subit un amaigrissement général, au cours duquel l'intestin moyen se dégonfle graduellement, par suite de la résorption de la nourriture qui s'y trouvait accumulée. Le 3^e jour, a lieu la chute totale de l'épithélium fonctionnel, entraî-

nant une nouvelle diminution de volume de l'intestin, qui devient alors cylindrique avec une cavité très étroite. L'épithélium renouvelé ne présente que de petits plis assez espacés.

Le 4^e jour, l'épithélium détaché forme une masse de tissu compact, le corps jaune, qui garnit toute la cavité intestinale (*jl*, Pl. IV, fig. 68).

Le 5^e jour, après la courbure de la partie céphalo-thoracique, de la chenille, l'intestin moyen, qui, jusqu'ici, était demeuré rectiligne, commence à s'infléchir dans la partie médiane.

Le jour suivant, chez la chrysalide venant de se former, on trouve que l'intestin moyen a pris la forme d'un S (Pl. VI, fig. 59).

Les dimensions de l'intestin moyen, à ce moment, sont de 7,5 millimètres de longueur sur 1,3 millimètre de largeur. Elles tombent, chez la chrysalide au 3^e jour après la mue nymphale, à 3 millimètres sur 0,6 millimètre et, 2 jours après, à 2 millimètres sur 0,5 millimètre. Cette longueur peut diminuer encore un peu : 1,7 millimètre ou 1,5 millimètre chez la chrysalide au 8^e jour, prête à éclore.

On peut suivre, sur les photographies de la planche VI, le processus de régression considérable de l'intestin moyen nymphal. Les figures 58-64 sont des photographies au même grossissement (8 fois) et les figures 65-75 des photographies à un grossissement différent (14 fois).

Sur la figure 59 on constate que l'intestin moyen de la chrysalide, quelques heures après la mue nymphale, est non seulement contourné, mais aussi très dilaté, ayant un diamètre triple que dans le jour précédent (Comparer les coupes transversales correspondantes figure 68 : un jour avant la mue nymphale et figure 69 : même stade que la figure 59). L'épithélium intestinal est très mince, très lisse.

Chez les chrysalides à une quinzaine d'heures après la mue nymphale, l'intestin (fig. 60) se montre très plissé. Par des plis transversaux et longitudinaux, l'intestin se réduit en diamètre d'un quart ou d'un tiers suivant les régions, et, en longueur, d'une manière également sensible. Cependant, comme il s'est redressé, il occupe dans le corps la même longueur que précédemment.

Au début du 2^e jour de la nymphose, les plis épithéliaux se détachent et tombent tous dans la cavité intestinale, dont la muqueuse redevient lisse (fig. 65, 66). A ce moment, l'intestin se dilate à nouveau. Mais cette dilatation n'est pas facile à observer, car il se produit tout de suite un second plissement général, plus compliqué que le premier. Cette fois, il se forme deux sortes de plis (fig. 70, 71, 72) les uns, petits, comme dans le premier plissement, les autres, plus grands, faisant saillie jusqu'à atteindre le milieu de la cavité intestinale. Ces deux sortes de plis se trouvent mélangés sur toute l'étendue de l'intestin. Outre cela, il peut se produire un énorme pli (x, Pl. VI, fig. 65, 66), par l'invagination d'une large portion de l'épithélium dans la cavité intestinale.

A ce stade, l'intestin présente, en coupe transversale, des formes et des dimensions très variables (Pl. VI, fig. 71, 72, 73).

Les plis se détachent et tombent dans la cavité intestinale comme les précédents. Ensuite se produit une autre série de plis, qui ramène, au cours du 3^e jour de la nymphose, l'intestin moyen à une longueur de 3 millimètres. Parmi ces plis, il y en a d'assez grands, mais pas d'énormes comme précédemment (Pl. VI, fig. 67). L'intestin, à ce stade, est relativement droit et a perdu toute sa portion postérieure (Pl. II, fig. 61).

Au 4^e jour de la nymphose, les plis tombent encore tous de la manière précédente (Pl. VI, fig. 74, 75). L'intestin se dilate ensuite fortement (Pl. VI, fig. 62); puis il se plisse pour une nouvelle fois. A partir de ce moment, le détachement des plis et les nouveaux plissements n'intéresseront plus que des portions localisées de l'organe.

Vers la fin du 5^e jour, l'intestin est parvenu à peu près à son volume définitif (Pl. VI, fig. 63). Il est assez droit. Il prendra, dans les deux jours suivants une position très oblique, l'extrémité postérieure dirigée vers la face ventrale (Pl. VI, fig. 64). Il occupera seulement le sommet de l'abdomen.

Le nombre des périodes de plissement n'est pas fixe. Il y en a d'autant moins que les plis de chaque génération sont de dimensions plus considérables. Le phénomène est soumis à des variations individuelles.

En somme, *l'intestin moyen pendant les 4 premiers jours de la nymphe, présente plusieurs périodes de plissement général,*

suivies d'autant de détachements des plis formés, puis d'une dilatation plus ou moins notable de l'intestin. C'est ainsi que s'effectue la régression en volume de l'intestin.



Fig. V. — Dégénérescence et détachement en bloc de plis épithéliaux au cours du 2^e jour de la nymphose. *p*, petites cellules basales ; *pd*, plis détachés. $\times 450$.

Formation et dégénérescence des plis épithéliaux. — Nous envisageons maintenant les stades successifs du plissement de l'épithélium et la dégénérescence des plis épithéliaux.

Considérons, par exemple, l'intestin au début du premier jour qui suit la mue nymphale. Dans cet intestin dilaté, lisse (Pl. VI, fig. 59, 69 et fig. VI, A), il se produit d'abord, sur divers points, de petites invaginations, qui lui donnent en coupe transversale un aspect sinueux irrégulier (Pl. VI, fig. 70

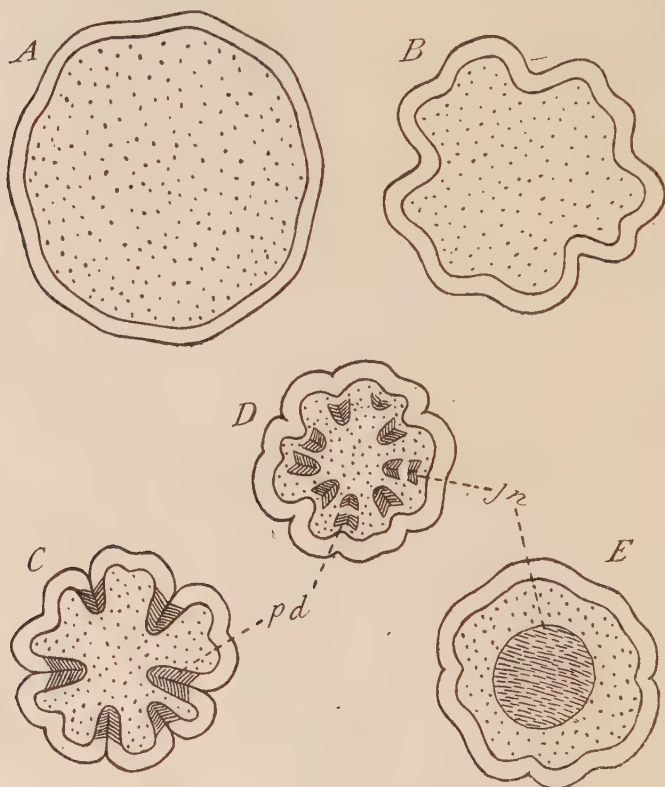


Fig. VI. — Schéma illustrant la formation et la dégénérescence des plis épithéliaux. A, avant la formation des plis; B, début de l'invagination dans divers points de l'épithélium; C, plis formés puis dégénérés (partie hachurée); D, plis détachés en bloc *pd*; E, plis détachés tassés en une masse : corps jaune nymphal *jn*.

La partie pointillée dans la cavité intestinale représente le corps jaune larvaire liquéfié.

et fig. VI, B). Ces invaginations s'accroissent et deviennent autant de plis saillants dans la cavité intestinale (Pl. VI, fig. 71, 72 et fig. VI, C).

Dès que les plis sont formés, les noyaux des cellules de leur

partie saillante (hachurée sur la figure VI, C) présentent simultanément des aspects de dégénérescence. Ils constituent finalement chacun un corpuscule sombre par suite d'une condensation progressive de leur chromatine (fig. V). En même temps, le protoplasme devient compact. Ainsi, la partie saillante des plis se trouve finalement constituée par une masse compacte de cellules dégénérées présentant une couleur sombre sur les coupes (*pd*, Pl. VI, fig. 71). La partie basale de chaque pli

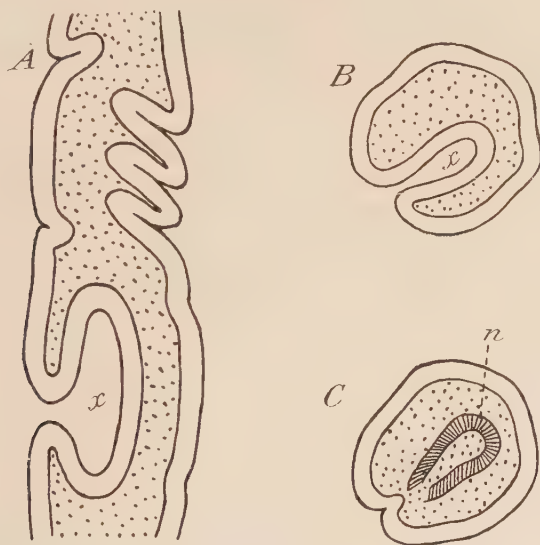


Fig. VII. — Schéma montrant la formation et la dégénérescence du pli énorme de l'épithélium au 2^e jour de la nymphose. A, intestin vu dans le sens longitudinal, apparition d'une large invagination *x* qui forme un grand pli (B), puis se détache *n* (C).

demeure au contraire constituée de cellules normales, d'une teinte claire. Cet aspect s'observe généralement sur la plupart des plis de l'intestin, avant qu'ils ne tombent (Pl. VI, fig. 71 et fig. VI, C).

Ensuite, les parties dégénérées, sombres, des plis se détachent simultanément et en bloc dans la cavité intestinale (*pd*, Pl. VI, fig. 71, fig. V, VI, D), où elles se présentent d'abord comme autant de lambeaux (*jn*, Pl. VI, fig. 65, 66 et fig. VI, D) puis se tassent en une masse compacte (*in*, Pl. VI, fig. 62 et

fig. VI, E), que nous désignerons sous le nom de *corps jaune nymphal*.

Le pli énorme subit la même évolution. Il se produit d'abord une large invagination de l'épithélium (*x*), dont les figures 63, 66 (2 coupes successives) et la figure VII A représentent l'aspect en coupe longitudinale et les figures 73, la figure VII B l'aspect en coupe transversale. Puis l'épithélium invaginé dégénère, se détache et tombe dans la cavité intestinale (*jn*, fig. VII C), comme pour les plis ordinaires.

Ce pli énorme prend souvent naissance dans la portion postérieure (Pl. VI, fig. 63, 66) de l'intestin, mais il peut se produire en d'autres régions.

Les corps jaunes. — Les auteurs entendent par corps jaune l'épithélium intestinal détaché à l'approche de la mue nymphale. Nous l'appellerons dans ce travail *corps jaune larvaire*. Beaucoup d'auteurs ont dit nettement que ce corps jaune persiste sous forme de tissu compact dans l'intestin nymphal. Nous avons observé au contraire qu'il se liquéfie en grande partie (*jl*, Pl. VI, fig. 59, 69), au cours du premier jour de la nymphose. Ainsi, au début de ce jour, l'intestin moyen est rempli d'une sorte de liquide dense, dans lequel flottent seulement quelques fragments compacts du corps jaune larvaire (*jl*, Pl. VI, fig. 59).

Ensuite, dans la cavité de l'intestin nymphal, il apparaît, après chaque période de détachement des plis épithéliaux, une masse de tissu compact (*jn*, Pl. VI, fig. 62, 63, 65, 66), comparable au corps jaune larvaire : c'est le *corps jaune nymphal*, dont nous avons parlé plus haut. Le second comme le premier, se liquéfie à son tour peu de temps après sa constitution. Ainsi apparaissent, dans l'intestin nymphal, autant de corps jaunes qu'il y a de périodes de détachement des plis épithéliaux.

§ II. — Evolution histologique.

Historique.

Les auteurs sont d'accord sur ce point que l'épithélium fonctionnel de l'intestin moyen se détache en bloc, au début de la métamorphose des Insectes.

Selon PÉREZ (1910), ce détachement serait dû, chez les Muscides, à la formation d'un « tissu réticulé » résultant d'« une première poussée précoce » des petites cellules basales, qui repousserait l'épithélium larvaire vers la cavité intestinale et tomberait avec lui.

Selon DEGENER (1908), cette chute, chez les Lépidoptères, résulterait à la fois du dégonflement de l'intestin et de l'apparition de vacuoles entre l'épithélium larvaire et l'épithélium en formation.

Dans ce même groupe d'Insectes, Mme HUFNAGEL (1918) et ITO (1920) ont constaté la présence de ces vacuoles et admis aussi qu'elles jouent un rôle dans l'isolement de l'épithélium larvaire.

Dans les figures où ces trois auteurs représentent ces vacuoles, on remarque que l'épithélium larvaire a déjà un aspect disloqué et très dégénéré.

Chez les Lépidoptères, PÉREZ (1902) a, au contraire, signalé que l'épithélium détaché (chez *Tineola biseliella*) conserve encore nettement une structure épithéliale. Il a retrouvé cet aspect chez les Muscides.

PÉREZ n'a jamais parlé de vacuoles au cours de cet isolement de l'épithélium. Ses figures de la dislocation de l'épithélium représentent des stades nettement antérieurs à ceux des figures de DEGENER, Mme HUFNAGEL et ITO. Ces derniers auteurs n'ont donc pas assisté au début de cette dislocation, qui s'effectue bien avant la formation des dites vacuoles, même si ces dernières existent réellement.

Un second point, également incontestable pour les auteurs, est que le nouvel épithélium est formé par le développement des petites cellules basales groupées en nids. Mais l'origine de ces cellules a souvent suscité des discussions. Nous reviendrons sur cette question dans le chapitre suivant.

D'une manière générale, les auteurs ont constaté que les petites cellules basales se multiplient avec une intensité particulière au début de la métamorphose et constituent un manchon continu, qui se développe avant la mue nymphale en un nouvel épithélium, en remplaçant l'épithélium larvaire détaché. Ce nouvel épithélium a reçu des noms différents. Il serait *imaginal* pour PÉREZ et aussi pour beaucoup d'auteurs. PÉREZ

considère que, chez les Fourmis, l'épithélium neuf du début de la métamorphose devient directement l'épithélium définitif de l'imago. Cette idée est assez généralement admise.

D'autre part, DEEGENER (1901) a observé, chez les Dytiscides (*Cybister Roeselii*), qu'après le détachement de l'épithélium larvaire, au début de la métamorphose, il se forme, aux dépens de petites cellules basales, un nouvel épithélium, dit *épithélium larvaire provisoire*, qui tombera à son tour dans la cavité intestinale, peu de temps avant la mue nymphale. Ensuite un autre épithélium, dit *nymphal*, se constitue de la même manière, se détache, également en bloc, au milieu de la nymphose, tandis qu'un épithélium de 3^e génération, dit *imaginal*, prend aussitôt naissance.

DEEGENER rapproche les deux dernières périodes de renouations totales de l'épithélium des phénomènes de renouation périodique de l'épithélium larvaire à chaque mue, constatés par MÖBUSZ et VERNON (voir p. 125) et exprime l'opinion qu'il y a, pendant la métamorphose, une double mue épithéliale correspondant à la double mue cuticulaire. On se trouverait donc, chez *Cybister*, en présence d'un stade primaire de l'évolution phylogénétique des Insectes holométaboliques et l'épithélium « nymphal » de cet animal correspondrait à l'épithélium fonctionnel de la nymphe active de la forme ancestrale.

Dans ses travaux ultérieurs sur les Lépidoptères, DEEGENER, après avoir constaté l'absence d'un épithélium « nymphal », modifie petit à petit son idée précédente, jusqu'à considérer que cette absence n'est pas un fait secondaire.

De son côté, PÉREZ (1910) a fait écho à l'idée de DEEGENER et prétend qu'« il y a, chez les mouches, deux mues épithéliales simultanées », en considérant le « tissu réticulé » comme « un épithélium nymphal mort-né ». De plus, il interprète, cette fois-ci avec DEEGENER, l'élimination « par la chute sporadique » d'un grand nombre de cellules de l'épithélium « imaginal », chez les Fourmis, comme vestige de l'ancienne mue nymphale.

Russ considère également l'épithélium invaginé et résorbé dans la cavité de l'intestin chez la nymphe, comme un épithélium « nymphal » rejeté (voir p. 86).

Tout ceci établit histologiquement, pour les auteurs, l'existence d'un épithélium « nymphal ».

Mme HUFNAGEL aurait pu distinguer un épithélium « nymphal » du point de vue physiologique. Selon cet auteur, pendant la nymphose, « on peut considérer l'épithélium intestinal avant son épuration (expulsion des « boules chromatiques »), comme correspondant à l'intestin de la nymphe, et après, comme réalisant l'intestin de l'imago » (voir p. 132).

Selon nous, pour discuter l'existence d'un épithélium « nymphal » ainsi conçu par ces auteurs, il faut avant tout justifier l'existence d'un épithélium « imaginal » proposé par eux. Examinons d'abord sur quelles observations repose la conception d'un épithélium « imaginal ».

Le qualificatif d'imaginal a été appliqué par les auteurs à l'épithélium qui remplace l'épithélium larvaire dès la pronymphose. Ils reconnaissent que les cellules de cet épithélium « imaginal » se sont différenciées nettement quelque temps (probablement un jour ou un peu plus) avant que la mue nymphale n'ait lieu. Cependant leurs observations sur l'évolution de ces cellules épithéliales différenciées n'ont jamais été effectuées avec précision pendant le jour qui précède la mue nymphale, mais toujours à partir de cette mue.

Beaucoup de ces auteurs (cités plus haut) ont constaté que les cellules épithéliales continuent à sécréter pendant les premiers jours de la nymphose. Cette sécrétion a été décrite très en détail chez les Lépidoptères.

DEGENER a observé, chez *Malacosoma*, que les cellules épithéliales de l'intestin nymphal présentent suivant les régions, diverses formes : les unes étant cylindriques ou en forme de flacon (*Flaschenförmig*), les autres, plus ou moins basses, pourvues d'une bordure en brosse et d'un noyau ovalaire. D'après DEGENER, les cellules cylindriques résulteraient d'une transformation des cellules basses. Elles seraient en état de sécrétion. Dans ces cellules, il apparaît des masses granulaires et vacuolisées, qui se détacheraient de la surface de la cellule et constitueraient autant de gouttes de sécrétion, entourées chacune d'une espèce de coque dure. Après la sécrétion, les cellules cylindriques redeviendraient des cellules basses. En un mot, DEGENER décrit le processus de sécrétion dans l'intestin de la nymphe à peu près comme celui de l'intestin des chenilles.

Mme HUFNAGEL a décrit les cellules épithéliales chez *Hypono-*

meuta, pendant ce stade du développement, d'une manière assez semblable à celle de DEGENER. Ces cellules présenteraient des aspects différents, suivant leur état fonctionnel. Au repos, elles seraient très basses. En sécrétion, elles seraient allongées, avec la moitié apicale renflée.

Chez les autres groupes d'Insectes, PÉREZ a signalé que les cellules épithéliales, dans l'intestin de la nymphe des mouches, présentent, suivant les régions, des hauteurs très inégales.

On voit donc que, pour ces auteurs, *les diverses formes de cellules épithéliales de l'intestin nymphal ont été considérées comme autant de stades normaux de fonctionnement, jamais comme des stades de dégénérescence*. Cependant ils ont reconnu qu'un certain nombre de ces cellules épithéliales sont éliminées de l'intestin nymphal. Mais la grande majorité des cellules qui se sont développées pendant la pronymphose subsisteraient pendant toute la nymphose, constituant un épithélium qu'on peut appeler « imaginal ».

Dans l'épithélium renouvelé au début de la métamorphose, il subsiste encore des petites cellules basales. Quelle est l'évolution au cours de la nymphose? ce point n'est pas encore élucidé.

Chez les Fourmis, KARAWAIEW (1898) et PÉREZ ont simplement signalé l'existence de petites cellules à la base de l'épithélium « imaginal » et ont constaté que ces cellules servaient ultérieurement à la rénovation épithéliale de l'intestin de l'adulte.

DEGENER se borne à signaler, dans l'intestin nymphal de *Malacosoma*, de petits noyaux qu'il considère comme des constituants équivalents aux petites cellules des nids, mais ces éléments ne prendraient pas part à la formation de l'épithélium imaginal définitif, qui ne serait autre que l'épithélium nymphal lui-même (p. 98).

Mme HUFNAGEL a observé une augmentation progressive en nombre des petites cellules basales dans l'intestin nymphal d'*Hyponomeuta*. « Chez les nymphes âgées et chez les imagos, dit l'auteur, lorsqu'un élément est rejeté, on les voit venir occuper la place laissée libre ».

Ito a décrit des phénomènes analogues dans l'intestin nymphal de *Bombyx mori*, dans lequel les cellules basales, après avoir augmenté de nombre, sont accolées les unes aux autres.

Quelques-unes d'entre elles se développent en cellules cylindriques.

Donc Ito et Mme HUFNAGEL considèrent que les petites cellules basales augmentent progressivement de nombre et restent en réserve, sans évoluer, durant toute la nymphose. Leur développement en cellules fonctionnelles à ce stade serait un phénomène exceptionnel.

On a généralement constaté des renovations épithéliales continues et intenses pendant la vie active des larves et aussi chez les adultes. *A priori*, il apparaît probable que des renovations analogues doivent se produire pendant la période intermédiaire, celle de la métamorphose, qui dure quelquefois si longtemps, et pendant laquelle l'évolution des cellules intestinales n'est pas interrompue. Si, chez les nymphes étudiées par ces auteurs, il s'effectue de ces renovations épithéliales, et c'est précisément ce que j'ai constaté chez *Galleria*, il n'y a pas lieu de distinguer un épithélium « imaginal », dans le sens qu'ils ont donné à cette expression.

Observations personnelles.

Comme nous l'avons déjà dit, du début du filage du cocon jusqu'à la mue nymphale de *Galleria*, s'écoulent 5 jours environ. Pendant les deux premiers jours, c'est-à-dire au cours du filage, l'intestin moyen des chenilles actives possède un épithélium de structure habituelle, composé de deux catégories de cellules fonctionnelles (cylindriques et caliciformes) et de nids de petites cellules. Pendant cette période, l'épithélium présente, comme dans l'intervalle des mues larvaires, des phénomènes physiologiques : il est sécrétant ou absorbant suivant les phases du fonctionnement des cellules cylindriques. Aussi y observe-t-on la dégénérescence des cellules fonctionnelles et des renovations épithéliales continues, partielles, aux dépens des petites cellules basales. Celles-ci évoluent, elles aussi, à peu près comme dans l'intervalle des mues larvaires.

Au 3^e jour après le début du filage, c'est-à-dire environ deux jours avant la mue nymphale, on observe, comme à l'approche des mues précédentes, une multiplication particulièrement intense des petites cellules basales, qui constituent alors des

nids très grands et très proches les uns des autres. Au cours de ce jour, les petites cellules se développent toutes simultanément, formant d'abord l'ébauche d'un nouvel épithélium que nous appellerons dans ce travail l'*épithélium pronymphal*. En même temps, on constate que l'épithélium fonctionnel larvaire (*y*) se sépare par une fissure étroite de toute la surface du nouvel épithélium ébauché (fig. VIII).



Fig. VIII. — Dislocation de l'épithélium larvaire et formation de l'épithélium pronymphal. $\times 1000$. *c*, cellules caliciformes de l'épithélium larvaire détaché *y*; *ef*, éléments fusiformes; *p*, petites cellules basales.

Il arrive assez souvent qu'on rencontre une dégénérescence générale plus ou moins remarquable dans l'épithélium larvaire prêt à se détacher; les cellules fonctionnelles se trouvent alors déformées et serrées.

Dans d'autres cas, l'épithélium larvaire détaché n'a subi, au préalable, aucune dégénérescence particulière. L'épithélium fonctionnel, au cours de la vie larvaire, est rarement intact sur toute son étendue; il présente toujours des parties en dégénérescence plus ou moins accentuée. C'est avec cet aspect qu'il commence à se séparer de l'épithélium pronymphal. Il conserve aussi de grandes surfaces, où les deux catégories de cel-

lules fonctionnelles ont encore un aspect normal (fig. VIII).

Dans la fissure qui sépare l'épithélium larvaire de l'épithélium pronymphal, on trouve par-ci par-là des éléments fusiformes (*ef*, fig. VIII, Pl. V, fig. 51), à noyau sphérique ou ovulaire, qui s'étendent obliquement ou perpendiculairement à l'axe des cellules de deux épithéliums. Ils dégénéreront avec l'épithélium détaché.

Ces éléments fusiformes constituent par places de petites masses, qui rappellent des plages du « tissu réticulé » décrit par PÉREZ. Mais je ne pense pas, comme cet auteur, qu'ils jouent un rôle dans l'isolement de l'épithélium larvaire, car les petites masses réticulées qu'ils forment restent isolées et très espacées et ne constituent pas une couche continue. Je ne les considère pas non plus avec cet auteur, comme ayant la signification d'un « épithélium nymphal » ; car, d'une part, de tels éléments peuvent être observés également à la surface du nouvel épithélium, au moment de la rénovation totale, à chaque mue larvaire ; d'autre part, le véritable épithélium nymphal de *Galleria*, comme nous le verrons, apparaît ultérieurement. Ces éléments intercalés doivent être simplement des cellules basales qui se sont accidentellement éloignées, au début de leur développement, de leur position normale, par suite du détachement total de l'épithélium fonctionnel, ou en raison du développement brusque de toutes les cellules basales.

En somme, chez *Galleria*, la dislocation en bloc de l'épithélium larvaire au début de la métamorphose ne peut être attribuée à de petites masses d'éléments fusiformes, ni aux vacuoles décrites par DEGENER et dont je n'ai pas constaté l'existence jusqu'ici. Je reviendrai encore sur ce point (voir p. 129).

Après sa chute, l'épithélium larvaire se tasse finalement en une masse compacte : le corps jaune larvaire. Au cours de cette évolution, les noyaux de l'épithélium se condensent et les cellules se chiffonnent (*epd*, Pl. V, fig. 51).

Les cellules qui constituent l'ébauche de l'épithélium pronymphal, sont très basses (fig. VIII), toutes de même structure, et se développent ensuite en une seule catégorie de cellules fonctionnelles, d'aspect cylindrique. *A partir de ce moment, il n'y a plus dans l'épithélium de cellules caliciformes : les petites*

cellules basales ne se différencient plus en deux catégories de cellules fonctionnelles, comme c'est le cas pendant toute la vie active de la chenille. Par conséquent, dès que l'épithélium pronymphal apparaît, la structure de l'intestin moyen est différente de celle de l'intestin larvaire.

Pendant que les cellules épithéliales pronymphales augmentent de volume, il apparaît, au sein de certaines de ces cellules, des éléments sphériques ou des éléments inclus que nous étudierons dans le chapitre suivant (p. 129).

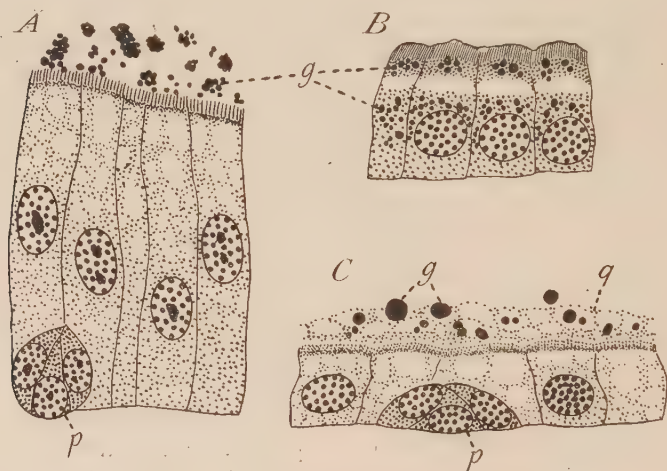


Fig. IX. — Epithélium pronymphal en sécrétion et raccourcissement de ses cellules. $\times 1000$. *g*, granulations acidophiles; *p*, petites cellules basales; *g*, résidus de la partie apicale dégénérée de la cellule.

Les cellules épithéliales, une fois développées, sont très allongées (40μ) et possèdent un protoplasme moins dense que celui des cellules cylindriques de l'intestin larvaire. Ces cellules commencent bientôt à sécréter des substances acidophiles, sous forme de granulations de dimensions variables. Ces granulations, après leur expulsion de la cellule, se retrouvent en masses au voisinage de la surface de celle-ci (*g*, fig. IX A).

Au cours de l'évacuation des substances sécrétées, les cellules épithéliales se trouvent fortement vacuolisées dans leur partie apicale (fig. IX A). Elles présentent ensuite des phénomènes analogues à ceux que j'ai décrits pour les cellules cylindriques de l'intestin larvaire, à la fin de chaque phase de fonctionne-

ment (p. 70). La dégénérescence des cellules épithéliales pronymphales peut être également accompagnée de modifications morphologiques.

Cette dégénérescence s'effectue parfois d'une manière simple. Par une desquamation, les cellules (fig. IX A) perdent leur partie apicale vacuolisée et deviennent des éléments assez bas

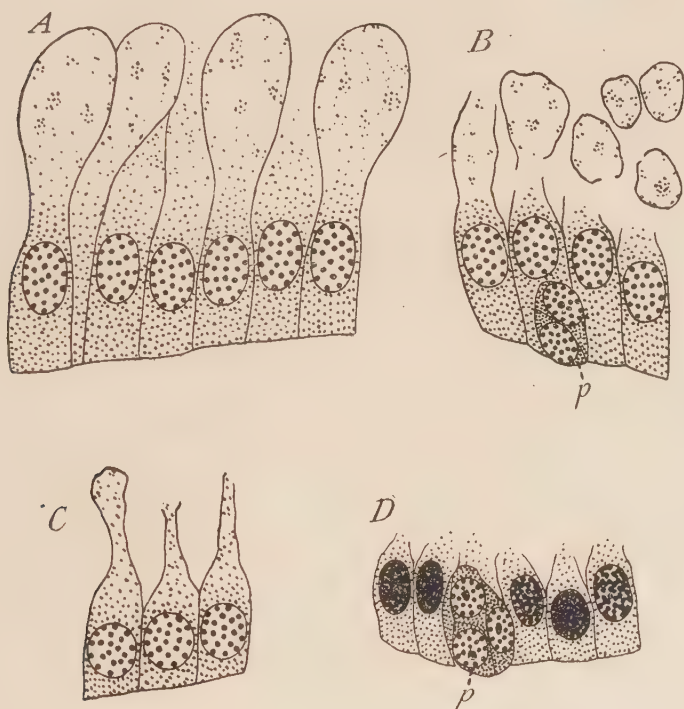


Fig. X. — Aspects de la dégénérescence des cellules épithéliales pronymphales. $\times 1000$.

A, partie apicale renflée en gros mamelon; B, détachement du mamelon en vésicule; C, éclatement du mamelon; D, cellules desquamées et dégénérescence du noyau; *p*, petites cellules basales.

(fig. IX B). Ce sont des cellules raccourcies, semblables à celles que nous avons décrites dans l'intestin larvaire (p. 70). Ces éléments, dans lesquels peuvent s'élaborer aussi des substances acidophiles, vont se raccourcir encore : leur portion du côté libre se détache souvent en bloc. Les éléments deviennent alors encore plus bas (fig. IX C) et n'ont qu'un quart de la hauteur

de la cellule intacte. Au cours du raccourcissement, le noyau subit souvent des modifications de forme : allongé dans les cellules longues, il devient plus ou moins sphérique en descendant vers la base de la cellule, lorsque celle-ci se raccourcit. Il est ovalaire dans les éléments très courts (fig. IX C). Parmi les grains chromatiques du noyau, il apparaît souvent de petits amas granuleux basophiles (fig. IX A), qui semblent pouvoir passer ensuite dans le cytoplasme.

Dans d'autres cas, les cellules épithéliales subissent, au cours de l'évacuation des granulations acidophiles, des modifications d'aspect. Elles se renflent dans leur partie apicale, qui se présente alors comme un gros mamelon entouré d'une membrane cellulaire (fig. X A). Le protoplasme, dans le mamelon, est toujours peu abondant, parfois tellement raréfié que le mamelon apparaît complètement vide, tandis que le protoplasme de la partie basale de la cellule reste encore dense. Ensuite le gros mamelon se détruit par éclatement (fig. X C), ou se détache dans la cavité intestinale, sous forme d'une vésicule (fig. X B).

Après la destruction du mamelon, les cellules peuvent constituer des éléments raccourcis, comme ceux de la figure IX (B. C.).

Les cellules raccourcies peuvent subsister un temps plus ou moins long, mais finissent toujours par se détruire. Pendant cette destruction, les noyaux, dans le cas général, se condensent graduellement et prennent un aspect compact, sombre (fig. X D). Dans d'autres cas, ils deviennent plats, lobés (*nd*, fig. XI), puis subissent une chromatolyse. En même temps, le cytoplasme se disloque et tombe dans la cavité intestinale.

L'épithélium pronymphal commence à sécréter un jour et demi avant la mue nymphale. La dégénérescence des cellules épithéliales débute peu de temps après. Il se produit ainsi des groupes de cellules raccourcies dans les différentes régions de l'épithélium. Au jour de la mue nymphale, on observe d'abord des groupes de cellules épithéliales déjà complètement résorbées. Cette destruction cellulaire s'étend ensuite progressivement à la surface de l'épithélium (fig. XI).

A la base de l'épithélium pronymphal ébauché (fig. VIII), on voit subsister des petites cellules (*p*) isolées ou groupées par deux. La multiplication de ces cellules donne naissance

d'abord à des nids de 3 à 5 éléments² (*p*, fig. IX, X), puis s'accroît au jour de la mue nymphale, en même temps que la résorption de cellules épithéliales s'accélère. On voit alors, dans l'épithélium² pronymphal fortement dégénéré (fig. XI), des nids composés le plus souvent, chacun d'une dizaine de cellules, dont une souvent en mitose (*i*). Puis ces grands nids disparaissent où les cellules basales se développent. Elles finissent par constituer peu à peu, à la place de l'épithélium résorbé, une nouvelle muqueuse, que nous appellerons l'*épithélium nymphal*. Celui-ci apparaît quelques heures avant la mue nymphale, ou quelques heures après, suivant les individus.

Dans l'épithélium nymphal, les cellules, une fois développées, sont très allongées, comme celle de l'épithélium pronymphal. Aussi présentent-elles également, après un certain temps de fonctionnement, divers aspects de dégénérescence et de raccourcissement. La figure XII nous montre des cellules épithéliales nymphales au stade de la desquamation de la partie apicale. Puis ces cellules prennent l'aspect de la figure XIII. Ces dernières, quoiqu'elles soient encore assez longues et pourvues d'une bordure en brosse, sont des cellules un peu raccourcies. On voit à leur surface libre des résidus cellulaires réticulaires (*q*), qui proviennent de leurs parties apicales dégénérées. Ces résidus sont fréquents à la surface des éléments très raccourcis (*q*, Fig. IX C).

A ce stade, on constate que certaines cellules épithéliales



Fig. XI. — Epithélium pronymphal [en pleine dégénérescence et prolifération active des petites cellules basales. $\times 1000$.

i, initiales des nids en mitose ; *nd*, noyaux des cellules épithéliales dégénérées.

dégénèrent individuellement et *in situ* (*u*, fig. XIII). Leur noyau se condense et leur protoplasme devient compact, par

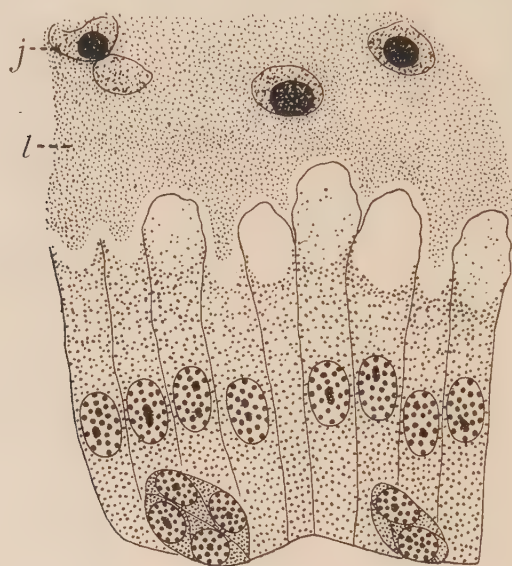


Fig. XII. — Cellules de l'épithélium nymphal commençant à se desquamer. $\times 4000$. *j*, cellules épithéliales pronymphales, détachées, mais pas encore résorbées complètement ; *l*, corps jaune larvaire liquéfié.

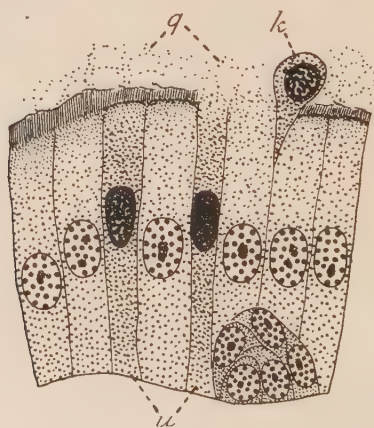


Fig. XIII. — Cellules épithéliales nymphales après la dégénérescence d'une certaine portion de leur partie apicale (*q*), ayant régénéré une bordure en brosse. $\times 4000$.

k, cellule sur le point d'être éliminée ; *u*, cellules dégénérant *in situ*.

suite de la contraction de la cellule. En outre, certaines cellules épithéliales (*k*) sont éliminées isolément de l'épithélium et se trouvent implantées à un moment donné à la surface de celui-ci, simulant des éléments étrangers.

Tous ces aspects peuvent s'observer dans l'épithélium nymphal des chrysalides, une vingtaine d'heures après la mue. Ensuite, on y trouve des cellules raccourcies de plus en plus nombreuses et de plus en plus courtes et, en même temps, des groupes de cellules résorbées.

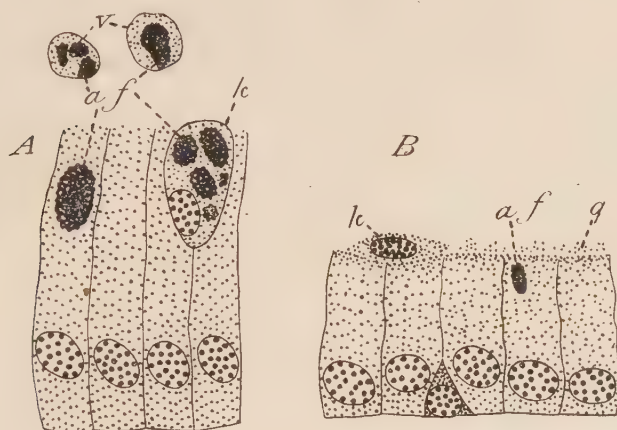


Fig. XIV. — Epithélium intestinal en sécrétion au 3^e jour de la nymphose. $\times 1000$.

A, Evacuation des amas acidophiles *af*; *k*, cellule sur le point d'être éliminée de l'épithélium et renfermant des amas acidophiles; B, Cellules raccourcies, surmontées de résidus de la partie apicale dégénérée *g* et une cellule éliminée *k*.

Parallèlement, les rennovations épithéliales partielles continuent.

Au cours du 2^e et du 3^e jour après la mue nymphale, on constate qu'il apparaît, dans les cellules épithéliales, des amas granuleux, acidophiles, souvent volumineux (*af*, fig. XIV A). Ces amas sont évacués de la cellule, soit seuls, soit avec une portion de cytoplasme, sous la forme de vésicules (*v*).

Ces amas doivent être aussi des produits de sécrétion, comme les grosses granulations observées dans l'épithélium pronymphal. Toutes ces enclaves granuleuses sont bien fuchsinophiles

comme celles que nous avons décrites dans le cytoplasme des cellules cylindriques de l'intestin larvaire.

Les grains de sécrétion s'observent ensuite de plus en plus rarement dans l'épithélium.

Au cours de l'évacuation des amas acidophiles, les cellules épithéliales se desquament partiellement de la même façon qu'aux stades précédents. On a alors des nouvelles cellules raccourcies (fig. XIV B).

En somme, l'épithélium nymphal, comme l'épithélium pronymphal, est toujours composé de cellules fonctionnelles de hauteurs extrêmement inégales, réparties dans des régions différentes, ou même situées côte à côte. La formation des cellules raccourcies devient ici un phénomène plus fréquent que dans l'intestin larvaire et, en outre, la vie de ces éléments semble plus longue. Cette fréquence et cette durée doivent être la conséquence d'un fonctionnement moins actif des cellules épithéliales pendant la métamorphose.

Les auteurs (DEEGENER et Mme HUFNAGEL) ont interprété les cellules fonctionnelles de l'intestin nymphal, allongées et renflées dans leur partie apicale (semblables à celles des figures X A, XII), comme à l'état de sécrétion, et les cellules de hauteur réduite comme à l'état de repos. Il résulte, au contraire, de mes observations, que le premier aspect est dû à la dégénérescence de la partie apicale de la cellule, après l'évacuation de la sécrétion. Après cette desquamation, les cellules sont raccourcies, mais pas à l'état de repos, puisqu'on peut encore y trouver des produits de sécrétion (*g*, fig. IX B; *af*, fig. XIV B).

La bordure en brosse. — Les cellules raccourcies, de hauteur différente, produites dans l'épithélium pronymphal et l'épithélium nymphal, possèdent souvent une bordure en brosse régénérée. Ces brosses présentent les divers aspects (fig. IX, XIII, XVI) que nous avons décrits dans l'intestin larvaire (p. 77). Elles peuvent être composées de filaments fins, serrés, de longueur égale ou inégale. A la base des brosses, on trouve assez souvent un bourrelet de protoplasme granuleux et dense, que j'ai interprété comme le premier stade de la différenciation de la brosse (p. 39).

J'ai l'impression que, au cours de la métamorphose, la bor-

ture en brosse est souvent absente dans les cellules épithéliales développées au maximum. A ce moment, les surfaces des cellules paraissent limitées simplement par une membrane (Pl. V, fig. 51). La brosse semble n'apparaître qu'après la chute d'une partie apicale de la cellule.

A la surface des brosses régénérées, on remarque souvent des lamelles adhérentes aux brosses ou soulevées en partie (fig. IX, B, XIII) qui représentent les membranes apicales (voir p. 73). Mais, sur les coupes de nymphes, je n'ai jamais vu dans la cavité intestinale de longs fragments détachés de ces membranes, comme on en observe dans l'intestin larvaire. Cela doit être dû à ce que, pendant la métamorphose, les cellules épithéliales ont des hauteurs très différentes, ce qui ne permet pas la constitution de couches étendues de membranes apicales.

Cellules basales indifférenciées. — Dans l'épithélium nymphal bien développé, on trouve, une vingtaine d'heures après la mue nymphale, des nids assez proches les uns des autres, dont la plupart sont composés chacun de 4 à 6 petites cellules (fig. XII, XIII). Ce nombre augmente au cours des heures qui suivent, puis diminue dans la grande majorité de nids, au cours du 2^e jour, ou au cours du 3^e jour après la dite mue. On constate alors que les petites cellules sont isolées (fig. XIV B) ou groupées par 2 ou 3, rarement par 4, au plus par 5. Le 4^e jour, on observe que les nids deviennent de nouveau volumineux, composés chacun, en général, de 6 à 10 éléments (*p*, fig. XV). A ce stade, l'épithélium fonctionnel présente des aspects de dégénérescence très avancée: ses cellules sont fortement vacuolisées et chiffonnées. Pendant les jours suivants, les cellules basales

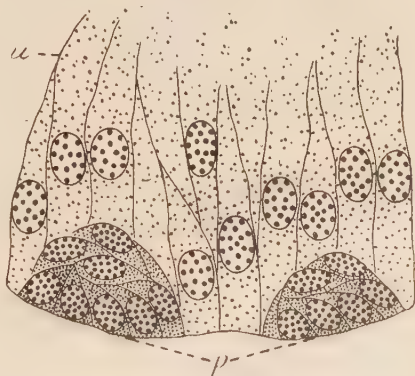


Fig. XV. — Epithélium au 4^e jour de la nymphose $\times 1000$.

p, nids de petites cellules basales;
u, cellules épithéliales dégénérées.

se retrouvent isolées ou groupées par 2, 3, rarement plus (fig. XVI).

Cette succession d'augmentation et de diminution de nombre des cellules basales, qui s'observe plusieurs fois au cours de la nymphose, en même temps qu'une dégénérescence fréquente des cellules épithéliales, montre à elle seule qu'il y a dans l'épithélium nymphal des renouvellements continus. Cependant ces renouvellements deviennent particulièrement intenses et presque totales au 4^e jour de la nymphose. Je me demande donc si le

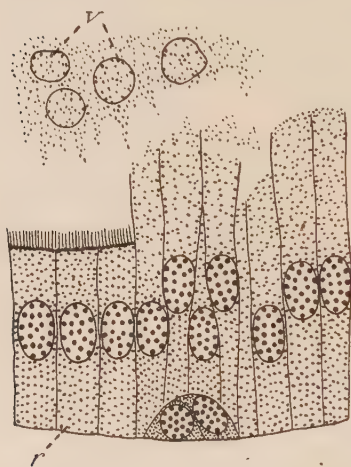


Fig. XVI. — Epithélium au dernier jour de la nymphose. $\times 1000$.
r, cellules raccourcies ; v, vésicules englobées dans des résidus cellulaires.

phénomène qu'on observe ce jour-là n'a pas la même signification que la rénovation périodique constatée à l'approche de toutes les mues précédentes de *Galleria* et décrite par DEGENER au milieu de la nymphose de *Cybister*. Ce point n'est pas facile à élucider. En effet, l'intestin moyen de *Galleria*, au 4^e jour de la nymphose, présente un volume déjà fortement réduit, comparable à celui de chenilles très jeunes. Chez ces dernières, les renouvellements épithéliaux continus et partiels qui ont lieu dans l'intervalle des mues, paraissent parfois presque totaux

à cause de la taille réduite de l'intestin et du nombre relativement faible des cellules qui composent l'épithélium fonctionnel.

Il ne me paraît pas possible, on le voit, d'affirmer l'existence d'une rénovation totale à ce moment. Par conséquent, je n'ai aucune raison de distinguer un épithélium imaginal au cours de la nymphose.

Intestin de l'imago. — Lorsqu'on examine l'intestin moyen de l'imago prêt à éclore, on constate que les cellules fonctionnelles sont, dans certaines régions de l'épithélium, allongées,

mais très grêles (fig. XVI), à d'autres endroits beaucoup plus courtes. Dans la cavité intestinale, on voit des vésicules englobées dans des masses de résidus cellulaires fraîchement desquamés. A la base de l'épithélium, les petites cellules forment des nids de 2 ou 3 éléments.

Chez l'imago, quelque temps après l'éclosion, les cellules épithéliales présentent, suivant les régions, des stades de dégénérescence plus ou moins accentuée, jusqu'à la destruction complète (fig. XVII A). Dans la cavité intestinale, on trouve de

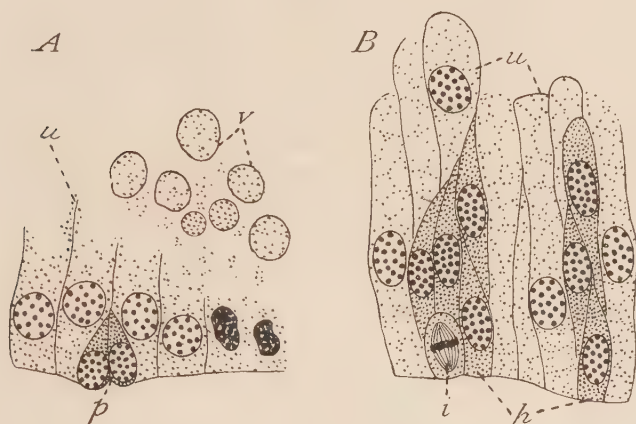


Fig. XVII. — Epithélium de l'imago au jour de l'éclosion. $\times 4000$.

A, Cellules épithéliales à divers stades de la dégénérescence; *v*, vésicules; B, *i*, initiale du nid en mitose; *h*, petites cellules basales en développement parmi des cellules épithéliales dégénérées *u*.

nombreuses vésicules (*v*) de taille différente; ce sont, comme nous l'avons vu dans l'intestin larvaire, des produits de la dégénérescence cellulaire.

Dans cet épithélium dégénéré, les petites cellules basales augmentent sensiblement de nombre et constituent des nids de plusieurs éléments. Dans certaines régions de cet épithélium, on voit que les cellules des nids (*h*) se développent, s'allongent, et s'insinuent dans la masse spongieuse de cellules dégénérées (fig. XVII B). Les rénovations partielles de l'épithélium, ainsi que la multiplication des petites cellules basales, se continuent donc chez l'adulte.

Résumé.

Remarquons d'abord que les phénomènes de dégénérescence de l'épithélium fonctionnel durant la pronymphose et la nymphose, sont différents de ceux par lesquels s'effectue la régression du volume intestinal et que nous avons décrits dans le paragraphe précédent. La dégénérescence épithéliale revêt ici les mêmes aspects que dans l'intestin larvaire, c'est-à-dire, en général, qu'elle se réalise par la desquamation des cellules isolément ou par petits groupes. La régression intestinale s'effectue par une série de chutes en bloc des plis épithéliaux. Ces deux ordres de phénomènes, qui se déroulent pendant la même période du développement, sont donc néanmoins entièrement distincts.

Pendant la métamorphose de *Galleria*, on observe dans l'épithélium fonctionnel de l'intestin moyen les diverses modalités de renervations que l'on constate pendant la vie active de la chenille (voir le détail dans le chapitre suivant).

Un développement simultané des petites cellules basales coïncidant avec un détachement simultané de tout l'épithélium larvaire, détermine une rénovation totale comparable aux renervations périodiques qui se produisent à chaque mue larvaire; il se constitue ainsi, deux jours avant la mue nymphale, un épithélium pronymphal. Celui-ci se détruit à son tour progressivement deux jours après sa formation. En même temps, par un nouveau développement, mais local, non simultané, des cellules basales, se constitue finalement, au moment de la mue nymphale, un autre épithélium fonctionnel : l'épithélium nymphal.

Cet épithélium, subit, durant toute la nymphose, des renervations continues et partielles, qui sont particulièrement intenses au 4^e jour. On y observe également les mêmes aspects de dégénérescence cellulaire, dans des portions plus ou moins étendues. Tous ces phénomènes se retrouvent dans l'intestin de l'adulte libre. Ces renervations se traduisent chaque fois par une diminution transitoire du nombre des cellules basales indifférenciées dans l'épithélium. La multiplication de cette catégorie de cellules, durant toute la métamorphose comme durant toute

la vie larvaire, quoique ralentie à certains moments, ne subit donc aucun arrêt.

Les rénovations continues si intenses de l'épithélium que je décris ici n'ont pas encore été mises en évidence pendant la métamorphose des Insectes. C'est sans doute pour cette raison qu'ont pris naissance ces discussions sans objet réel sur l'existence d'un épithélium nymphal spécial, que j'ai exposées dans l'historique de ce paragraphe.

CHAPITRE V

L'ACTIVITÉ DES CELLULES BASALES ET SES RAPPORTS AVEC L'HISTOGÉNÈSE DE L'ÉPITHÉLIUM PENDANT LES DIVERS STADES DE LA VIE

A. — *L'activité des cellules basales dans les différents stades de la vie.*

Les connaissances actuelles sur les petites cellules basales de l'intestin des Insectes larvaires sont bien résumées par les deux phrases suivantes de Mme HUFNAGEL (1918) : « Nous avons vu (p. 123) que si les auteurs sont d'accord sur le rôle que jouent les petits éléments dans l'édification du futur épithélium nymphal, ils ne le sont pas quant à l'origine de ces éléments » (p. 128). « POUR RENGEL (1896), KARAWAIEW (1898), CH. PÉREZ (1902, 1911), DEGENER (1900, 1904, 1907), RUSS (1908), POYARKOFF (1910), BRAUN (1912), ce sont des cellules sœurs des éléments de l'épithélium larvaire restées à l'état embryonnaire » (p. 124). Cette dernière opinion est partagée par Mme HUFNAGEL.

Dans le présent chapitre, je désire démontrer par des observations personnelles que cette idée classique est loin d'être justifiée. D'une part, le rôle de ces petites cellules dans l'édification des épithéliums intestinaux successifs n'est pas restreint à la période de métamorphose, mais, comme l'indique leur activité, se manifeste d'une façon également importante à tous les stades de la vie. D'autre part, ces cellules ne peuvent être considérées toutes comme des éléments restés à l'état embryonnaire dans l'épithélium larvaire.

Aux différents stades de la vie de *Galleria*, l'activité des petites cellules basales se manifeste comme il suit.

Dans la phase *embryonnaire*, il existe déjà, à la base de l'épithélium du mésentéron de l'embryon, un ou deux jours avant l'éclosion, de petits éléments (*i*, fig. XIX), intercalés entre les

cellules fonctionnelles. Ces éléments qui ne se trouvent qu'au nombre de 2 à 5 sur une même coupe transversale, sont presque toujours isolés et rarement groupés par 2. J'ai pu observer des mitoses dans ces éléments (*m*, fig. XIX, D). Chez les embryons d'*Insectes*, ces cellules n'avaient jamais encore été décrites avec précision et leur mitose n'avait jamais été observée.

C'est dans la phase *larvaire* que l'activité de ces cellules basales se manifeste avec le plus d'importance : elle se traduit par leur augmentation de nombre.

Au jour de l'éclosion de la chenille, les petites cellules se présentent à peu près avec les mêmes caractères que chez l'embryon. Elles sont encore isolées (*p*, fig. III, A). Leur multiplication par voie mitotique, constatée dès l'éclosion, s'accélère progressivement, de sorte qu'elles s'accumulent en groupes ou nids, à la base de l'épithélium, à partir de quelques jours après la naissance (fig. III, B). Puis on constate que le nombre des nids, ainsi que le nombre d'éléments qui composent chaque nid, augmente graduellement dans l'épithélium intestinal.

A l'approche des mues, la multiplication des petites cellules devient toujours particulièrement intense. Les nids se trouvent alors agrandis et très rapprochés les uns des autres. A ce moment, sur une coupe transversale de l'intestin d'une chenille âgée d'une semaine, on trouve environ 15 nids composés chacun de 10 éléments (fig. XVIII, A) ; à l'âge de 2 semaines environ, 80 nids de 15 éléments (Pl. I, fig. I), à l'âge de 3 semaines, 120 à 150 nids de 15 à 20 éléments.

Après cette prolifération intense, les cellules basales se développent et se différencient simultanément à chaque période de mue et constituent ainsi un nouvel épithélium, en même temps qu'a lieu le détachement total et simultané des cellules fonctionnelles. Durant cette rénovation totale, les petites cellules ne cessent pas de se multiplier et forment bientôt des nids dans le nouvel épithélium. Celui-ci, comme nous l'avons vu (p. 66), est un épithélium sécrétant, dans lequel se produisent des granulations fuchsino-philes. Il dégénère aussitôt après sa formation, se détruit petit à petit, et finit par disparaître entièrement. En même temps que se poursuit cette dégénérescence, les cellules des nids se développent à nouveau. Cette fois, leur développement n'est pas simultané mais localisé dans les zones

où l'épithélium sécrétant dégénère. De cette façon, ce dernier est renouvelé entièrement au moment de la mue. C'est de cette manière que s'effectuent les rénovations partielles et continues, dans l'intervalle des mues. Dans cet épithélium sécrétant, comme dans l'épithélium d'après la mue, quoique la multiplication des petites cellules persiste, les nids n'acquièrent pas tous en même temps autant de cellules et ne sont pas non plus partout si proches les uns des autres qu'au moment de la rénovation totale.

Après la mue, l'aspect des nids de petites cellules peut varier suivant l'âge de la chenille et aussi suivant les régions de l'épithélium. A certains moments, ils apparaissent sur les coupes très nombreux, très grands; à d'autres, ils sont moins nombreux et très petits. Cette variation de l'aspect est due au développement successif des petites cellules qui les composent, au cours des rénovations continues de l'épithélium sécrétant ou absorbant, qui ont lieu dans l'intervalle des mues.

A l'approche de la mue suivante, une nouvelle prolifération intense des petites cellules ramène les nids au même aspect que pendant la mue précédente: on observe à nouveau des nids grands et rapprochés sur toute la surface de l'épithélium. C'est à ce moment qu'on peut se rendre facilement compte de l'augmentation du nombre des nids et du nombre des petites cellules dans chaque nid. Ainsi, on constate périodiquement, comme nous l'avons signalé plus haut, un maximum approximatif de ces deux nombres pendant les mues qui s'effectuent aux différents âges de la chenille.

Nous avons effectué les numérations sur des coupes transversales passant par le milieu de l'intestin moyen, partie qui est relativement un peu plus large que la portion postérieure, mais beaucoup moins volumineuse que la portion antérieure. L'augmentation en volume dans la partie antérieure de l'intestin moyen larvaire est plus considérable qu'ailleurs. Aussi, sur une coupe transversale de cette région, observe-t-on, pendant les mues successives, une augmentation du nombre des petites cellules encore plus marquée que dans le milieu de l'intestin.

D'autre part, l'intestin moyen, chez la chenille âgée d'une semaine, atteint une longueur de 1,5 millimètre et à l'âge de 3 semaines, une longueur de 8 millimètres à peine.

Lorsqu'on compte les cellules fonctionnelles sur des coupes transversales passant par le milieu de l'intestin moyen, on en trouve environ 60 chez la chenille âgée d'une semaine ; 900 à l'âge de 2 semaines et plus de 1.600 à l'âge de 3 semaines, c'est-à-dire environ 30 fois plus que chez la jeune. Cette augmentation de nombre est approximativement aussi importante sur des coupes longitudinales de l'intestin. Sur toute la surface intestinale, elle est donc de l'ordre de grandeur d'un millier de fois. En outre, les cellules fonctionnelles sont fréquemment et périodiquement renouvelées.

Tout ceci montre combien est considérable l'activité des petites cellules basales au cours de la vie larvaire, et combien est important le rôle qu'elles jouent dans l'histogenèse de l'épithélium larvaire.

Pendant la *métamorphose*, comme nous l'avons décrit dans le chapitre IV, on observe, deux jours avant la mue nymphale, comme à l'approche des mues précédentes, une multiplication intense des petites cellules au moment de la rénovation totale de l'épithélium larvaire. A ce stade, on peut compter, sur une coupe transversale, 80 nids, comprenant chacun de 15 à 20 éléments. Sur les coupes transversales, le nombre des nids se trouve donc moins élevé que pendant la mue précédente. Mais ceci ne signifie pas que le nombre total des nids dans l'intestin ait déjà diminué. En effet, le volume de l'intestin moyen, après une augmentation considérable quelques jours avant le filage du cocon, est notablement réduit, deux jours avant la mue nymphale. A ce moment, l'intestin moyen est beaucoup moins large que pendant la mue précédente, c'est-à-dire pendant la dernière mue de la vie active de la chenille, mais il est plus long.

Le nombre de nids diminue progressivement pendant la nymphose, car beaucoup de petites cellules sont entraînées dans les plis épithéliaux qui dégénèrent en bloc au cours de la régression intestinale. Sur une coupe transversale de l'intestin déjà fortement réduit, au 4^e jour de la nymphose et au moment où la prolifération des petites cellules est active, on ne voit qu'une cinquantaine de nids contenant chacun 10 éléments au maximum.

Chez l'*imago libre*, l'intestin moyen a un volume encore plus

Tableau résumant l'activité des cellules basales et ses rapports avec l'histogénèse de l'épithélium aux différents stades de la vie de *Galleria*.

Age de l'individu	Embryon 1 jour avant l'éclosion	Chenille au jour de l'éclosion	Chenille âgée d'une semaine	Chenille âgée de 2 semaines	Chenille âgée de 3 semaines	Chenille immobile, 2 jours avant la mue nymphe	Chrysalide de 4 jours	Imago libre
Longueur de l'intestin moyen	0,5 mm. à peine	0,5 mm.	4,5 mm.	4 mm.	8 mm.	40 mm.	2,5 mm.	4,5 mm.
Diamètre de l'intestin	60 μ .	70 μ .	200 μ .	500 μ .	1.000 μ .	600 μ .	500 μ .	350 μ .
Nombre de cellules fonctionnelles	12-15	42-45	60	900	4.600	1.000	700	500
Nombre de nids	2 à 5 petites cellules à l'état isolé	45	15	80	120-150	80-100	45	35
Nombre de petites cellules dans chaque nid								
Aspect de l'épithélium	lisse	plissé	fortement plissé	moins plissé (régression du volume intestinal)				

Sur une coupe transversale (6 μ)
de l'intestin moyen en son milieu

réduit. Sur une coupe transversale de cet intestin, il n'y a pas plus de 35 nids, composés chacun de quelques éléments : 6 au plus.

Dès le début de la métamorphose, on constate, non seulement que les cellules fonctionnelles dégèrent progressivement avant les rénovations continues et partielles de l'épithélium, mais aussi que leur nombre diminue graduellement dans l'intestin moyen.

Nous donnons ci-contre un tableau destiné à résumer l'activité des petites cellules dans les différents stades de la vie de *Galleria* et ses rapports avec l'histogenèse de l'épithélium.

Ce tableau montre immédiatement que c'est pendant la vie active de la larve que l'activité des cellules basales atteint son maximum ; elle est plus faible pendant la métamorphose. Il doit en être de même de leur rôle dans l'histogenèse de l'épithélium à ces divers stades. D'un autre côté, le nombre des cellules fonctionnelles confirme cette vue : il subit un accroissement graduel au cours de la vie larvaire, puis une décroissance progressive à partir de la métamorphose. Ces variations sont très probablement dues à ce que l'ingestion des aliments est limitée à la première phase.

Les observations précédentes, qui sont des constatations de faits, s'opposent absolument aux conceptions classiques, suivant lesquelles l'activité des petites cellules basales serait très faible pendant la vie larvaire, et ne deviendrait notable qu'au début de la métamorphose.

B. — *Le mode de multiplication des cellules basales.*

Envisageons d'abord la *structure d'un nid*. Dès que les petites cellules basales se trouvent, dans l'intestin des chenilles très jeunes, groupées en nids, ceux-ci offrent une structure caractéristique en raison de la disposition régulière des éléments qui les composent. Cette disposition se rencontre aussi bien dans les nids composés de peu de cellules que dans ceux qui en comprennent un grand nombre. Les éléments de chaque nid se recouvrent toujours partiellement et se disposent, dans leur ensemble comme les pièces d'un bouton floral. Dans cette imbrication, les cellules ont la forme de croissants à extré-

mités effilées. Dans les nids qui comprennent plus d'une dizaine de cellules on peut voir nettement que les cellules situées à l'extérieur du nid sont plus volumineuses que les cellules centrales. Ces dernières ont une taille un peu supérieure à celle des petites cellules isolées des chenilles récemment écloses.

A cause de leur disposition particulière, les cellules des nids se présentent dans les coupes sous des formes très variées. Dès le jour de la naissance, on peut observer des figures caryocinétiques à la base de l'épithélium, dans les petites cellules isolées (i, fig. III A). Lorsque les nids sont formés, on ne trouve en général qu'une seule mitose à la fois dans chaque nid (i, fig. XI, XVIII A). Cette mitose est toujours située au centre du nid. La cellule centrale du nid, toujours plus ou moins arrondie, grandit beaucoup au moment de la division. Le fuseau mitotique est très petit et entouré d'un cytoplasme moins dense. Il est intéressant de noter que l'orientation du fuseau est très variable et ne se fait pas dans une direction déterminée.

La multiplication des cellules centrales des nids paraît toujours active, car on peut trouver des mitoses dans presque toutes les coupes d'intestin de chenilles, quel que soit leur âge.

Par contre, sur les milliers de préparations que nous avons examinées attentivement, *nous n'avons jamais trouvé une seule figure caryocinétique parmi les éléments extérieurs des nids.*

Des faits précédents, il ressort que dans chaque nid il n'y a qu'une seule cellule initiale, centrale, qui ait le pouvoir de se diviser, les autres éléments en étant dépourvus. Ces dernières sont donc des cellules épithéliales indifférenciées, destinées à se développer en cellules fonctionnelles.

La formation de chaque nid résulte de la multiplication de sa cellule initiale. Les petits éléments basaux, isolés, des chenilles prises peu de temps après l'éclosion doivent représenter autant de cellules initiales. Chacune de ces cellules devient ensuite un centre de prolifération et donne des éléments groupés momentanément autour d'elle et constituant ainsi un nid. La disposition imbriquée régulière des cellules des nids, s'explique fort bien par l'existence d'une seule cellule initiale, qui, dans ses divisions successives, change constamment l'orientation de son fuseau caryocinétique. Les éléments successivement produits par chaque initiale repoussent les précédents vers

l'extérieur, en augmentant le volume du nid, de telle façon que les éléments sont d'autant plus âgés et plus volumineux qu'ils sont plus éloignés du centre du nid.

Comme nous l'avons vu dans les chapitres précédents (p. 27 et p. 60), les cellules les plus externes des nids sont les premières à arriver à leur stade fonctionnel, et ce sont aussi les premières à entrer en dégénérescence. Nous pouvons donc étudier, dans une seule crypte épithéliale, l'ensemble de l'évolution des cellules épithéliales, à partir de la cellule initiale.

Ce mode de multiplication des cellules basales doit être très général chez les Insectes. Chez les Lépidoptères, comme dans beaucoup d'autres groupes d'Insectes, la répartition des nids à la base de l'épithélium intestinal, est analogue à celle que j'ai décrite chez *Galleria* : ils sont très proches les uns des autres pendant les périodes de multiplication active des petites cellules, mais ils restent toujours distincts. Chez d'autres Insectes, chez certains Coléoptères par exemple, les petites cellules sont groupées à la base de l'épithélium en masses énormes, appelées *cryptes* ⁽¹⁾, qui ont un volume plus grand que celui des nids intestinaux de *Galleria* et qui sont d'ailleurs plus espacées entre elles. Les auteurs (RENGEL, DEGENER, RUNGIUS), ont figuré parfois plusieurs mitoses dans une même crypte. Les cryptes de l'intestin de Coléoptères paraissent donc constituées chacune par un groupement de nids analogues à ceux de *Galleria*.

Les auteurs ont souvent signalé, dans l'intestin des larves d'Insectes, la prolifération des petites cellules basales, sans avoir vu les mitoses correspondantes. Dans le cas des Lépidoptères, par exemple, DEGENER n'a pas trouvé ces mitoses chez *Deilephila*, METALNIKOFF non plus, chez *Galleria*. D'autre part, ils ont constaté qu'à certains moments, on perd la trace de ces cellules. Ces observations peuvent être, selon nous, interprétées de la façon suivante. Puisqu'il n'existe en général qu'une seule mitose dans chaque nid et que le faisceau caryocinétique est très petit, il peut être difficile de le retrouver sur des coupes un peu épaisses. Les phases pendant lesquelles les petites cellules deviennent invisibles doivent correspondre aux

(1) Nous avons employé dans ce travail (voir p. 23) le terme de « crypte épithéliale » avec un sens notablement différent de celui-ci.

moments où leur nombre est très réduit, par suite d'un grand développement des cellules fonctionnelles.

C. — *Origine des cellules basales.*

On a beaucoup discuté sur la question de l'origine, embryonnaire ou non, des petites cellules basales de l'épithélium de l'intestin larvaire. Certains auteurs (ANGLAS, BERLESE, etc.) ont prétendu qu'elles sont des cellules migratrices, venues de la cavité générale. Les autres, au contraire, ont considéré la question comme résolue, lorsqu'ils ont constaté l'existence des petites cellules à la base de l'épithélium intestinal des larves les plus jeunes. Il résulte de la présente étude que l'origine de cette catégorie de cellules n'est pas si simple qu'on l'avait pensé. Il faut, à notre avis, distinguer deux questions : 1° l'origine des petites cellules dans l'intestin des larves très jeunes ; 2° étant donné que le nombre des nids augmente progressivement pendant tout le cours de la vie larvaire, on doit demander quelle est l'origine des initiales des nids nouvellement formés.

Au sujet de la première question, les auteurs qui sont partisans d'une origine embryonnaire des petites cellules n'ont cependant pas recherché la présence de ces cellules dans l'intestin des embryons. Seul, VERNON a décrit chez le Ver à soie, dans le mésentéron des embryons près d'éclore, des nids de petites cellules, mais nos observations sur le mésentéron embryonnaire de *Galleria* nous conduisent à des conclusions sensiblement différentes. Aux derniers jours de la phase embryonnaire, nous n'avons jamais rencontré les petites cellules groupées en nids : elles sont, sur les coupes, toujours isolées, et en nombre très restreint. C'est avec ces mêmes caractères qu'on les a observées dans l'intestin des chenilles pendant les premiers jours qui suivent l'éclosion.

Les petites cellules qui se trouvent isolément à la base de l'épithélium intestinal des chenilles de *Galleria*, peu de temps après l'éclosion, existent donc déjà dans l'embryon.

La seconde question — origine des cellules initiales des nouveaux nids, qui apparaissent en nombre considérable au cours de la vie larvaire, — n'a pas encore été posée par les auteurs. D'une manière générale, les auteurs ont interprété toutes les

cellules basales qu'ils observaient dans l'intestin des larves jeunes ou adultes comme des cellules « embryonnaires », ou « restées à l'état embryonnaire ». Ils leur ont, en conséquence, accordé implicitement le pouvoir de se diviser pendant toute la vie larvaire, bien qu'ils ne semblent pas en avoir eu la preuve directe par l'observation de mitoses. VERNON (1905) a exprimé nettement l'opinion que les cellules des nids, même ayant déjà commencé à se développer, peuvent encore se multiplier tant qu'elles n'ont pas achevé leur différenciation. Il est clair qu'aucun auteur n'avait encore remarqué le mode de multiplication des cellules basales que j'ai décrit plus haut. Ils n'ont donc pu soupçonner l'augmentation considérable du nombre des cellules initiales des nids.

Cependant nous trouvons, dans l'étude récente de HOLLANDE (1927) concernant les rennovations épithéliales de l'intestin moyen d'un Orthoptère (*Orthacanthacris aegyptia*) des constatations qui semblent avoir certains rapports avec cette question. L'auteur a observé que les éléments de chaque nid dérivent d'une cellule initiale par multiplication caryocinétique. Cette initiale serait remplacée de temps en temps par une cellule de nid qui, après sa naissance, subirait une transformation particulière : son noyau émettrait dans le cytoplasme des grains fuchsinophiles, après quoi son corps protoplasmique s'arrondirait. Ce processus constaté par HOLLANDE, s'il est intéressant, au point de vue de l'origine ou du remplacement des cellules initiales, ne nous montre pas comment peut se faire l'augmentation du nombre de ces cellules.

A priori, une dédifférenciation des cellules épithéliales ramènerait celles-ci à l'état de cellules initiales des nids pourrait être admise. Mais, sur le nombre énorme de chenilles de *Galleria* de différents âges dont nous avons examiné attentivement l'intestin, nous n'avons jamais rencontré de corps figurés analogues à ceux qui ont été décrits par HOLLANDE, localisés seulement dans une ou deux cellules du nid, et qui puissent suggérer une telle dédifférenciation. Les différentes sortes d'enclaves fuchsinophiles dont nous avons parlé, dans le cytoplasme des cellules cylindriques et dans le noyau de toutes les catégories de cellules intestinales, se présentent toujours à la fois dans un grand nombre des cellules de l'intestin. On ne peut donc

les considérer comme étant en rapport avec un phénomène de différenciation.

D'autre part, nous avons suivi de très près la genèse des

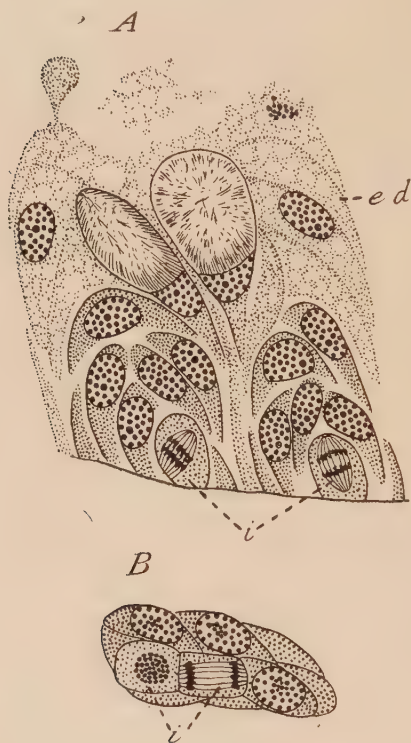


Fig. XVIII. — A, Epithélium intestinal d'une chenille de 2 mm. 5 de longueur proche d'une mue. $\times 4100$. *i*, initiales des nids en mitose, *ed*, épithélium dégénéré.

B, Coupe oblique passant par le fond d'une petite crypte épithéliale venant de se constituer au cours d'une rénovation totale. On voit parmi les jeunes cellules épithéliales, deux mitoses *i*, côte à côte, stade de multiplication de l'initiale du nid. $\times 4100$.

nids, au moment où les cellules basales commencent à se développer dans une période de rénovation épithéliale. Nous avons constaté que l'activité de l'initiale devient énergique, précisément peu de temps avant la naissance du nid (*i*, Pl. I, fig. 1, fig. XI, XVII). Ainsi la mitose se retrouve-t-elle sans cesse au centre du nid en cours de développement. L'initiale de chaque nid semble donc bien être permanente et ne subit aucun remplacement, le nid se reformant exactement autour du même centre que le nid de la génération précédente, c'est-à-dire au milieu du fond de la nouvelle crypte épithéliale (*p*, fig. III C).

Nous avons recherché longtemps l'origine des initiales des nouveaux nids. A force de recherches, nous avons constaté un fait, cependant rare : la présence de deux mitoses côte à côte au fond d'une crypte épithéliale, coupée parallèle-

ment à la base de l'épithélium (*i*, fig. XVIII B). Cet aspect se rencontre dans la période où les cellules basales se développent pour renouveler l'épithélium fonctionnel tombé. Nous pensons que les initiales peuvent se multiplier par ce processus.

En conclusion, les cellules initiales des nids dans l'intestin de *Galleria* sont probablement permanentes, elles produisent en général, des cellules elles-mêmes incapables de se diviser, qui s'accumulent en nids. Cependant il peut arriver qu'une initiale puisse donner, au moment d'une rénovation épithéliale, deux cellules, conservant toutes deux le pouvoir de se diviser, qui deviennent ainsi chacune l'initiale d'un nid : on a alors un nid de plus.

Nous devons dire que la question que nous envisageons ici, exige encore de nouvelles recherches dans les différents groupes d'Insectes. Le fait que nous venons d'établir, la multiplication mitotique des initiales, n'exclut pas d'autres possibilités pour l'origine de nouvelles initiales. Par exemple, leur dérivation d'éléments endogènes, comme ceux que nous étudierons plus loin, ne nous paraît pas impossible.

D. — *Rôle et dénomination des cellules basales.*

Les auteurs qui ont attribué aux cellules basales un rôle dans l'épithélium intestinal, les ont généralement appelées : cellules de régénération, cellules de remplacement, ou cellules imaginaires ; nous allons discuter la valeur de ces dénominations.

Remarquons d'abord que les petites cellules basales existent dans l'intestin moyen de tous les Insectes, qu'ils soient ou non holométaboliques. Elles subsistent pendant tous les stades de la vie de l'animal.

Remarquons ensuite que, comme on le sait, l'intestin augmente de dimension en suivant l'accroissement général de l'insecte pendant le stade jeune ou larvaire. Comment s'effectue cette croissance de l'intestin moyen ? Résulte-t-elle, comme dans l'intestin antérieur et l'intestin postérieur, du simple accroissement de taille des cellules épithéliales ou, au contraire, de l'augmentation du nombre des cellules ? D'une manière générale, c'est le second mode qui est réalisé et cette multiplication est précisément assurée par les petites cellules ⁽¹⁾.

(1) Par exemple, par des examens sommaires de préparations de l'intestin moyen d'un insecte amétabolique : Phasme (*Carausius morosus*), j'ai constaté que le nombre des cellules fonctionnelles, ainsi que celui des cellules basales groupées en nids, augmente progressivement au cours de la croissance du jeune.

D'autre part, dans les divers stades de la vie de l'Insecte, les auteurs ont signalé des rennovations de l'épithélium intestinal aux dépens de cellules basales.

Chez les jeunes ou chez les larves, les petites cellules basales doivent se multiplier avec une intensité suffisante pour assurer à la fois l'accroissement de surface de l'épithélium intestinal et ses rennovations successives. A partir du moment où l'intestin cesse de s'accroître ou, à plus forte raison, diminue (pendant la métamorphose), les petites cellules basales ont un rôle beaucoup plus réduit, borné aux rennovations : leur activité doit donc diminuer beaucoup à ce moment. L'étude précise et minutieuse de l'intestin moyen de Galleria confirme pleinement ces vues.

Il n'y a donc plus de raison de conserver le qualificatif d'*imaginale* à des cellules qui jouent leur rôle principal au cours de la vie larvaire et dont l'activité s'affaiblit, au contraire, à mesure que l'animal se rapproche de l'état d'imago.

Notons encore que les auteurs (Mme HUENAGEL par exemple) ont appliqué aux cellules basales de l'intestin des larves jeunes ou adultes, le terme d'*imaginal*, parce qu'ils les considéraient comme destinées spécialement à l'édification d'un épithélium, prétendu *imaginal*, au début de la métamorphose. Comme nous l'avons vu, cet épithélium subit encore, pendant la pronymphose et la nymphose, des rennovations intenses (exemples certains : chez *Cybister* et chez *Galleria*). Ce n'est donc pas l'épithélium intestinal définitif de l'imago : on ne peut donc l'appeler *imaginal*, pas plus que les cellules qui le constituent.

Je pense que la suppression de ce terme d'*imaginal* est nécessaire, pour que les chercheurs puissent désormais étudier sans idée préconçue l'évolution complète et la signification exacte des petites cellules basales de l'intestin moyen aux divers stades de la vie.

On ne peut substituer au terme de « cellules imaginale » une expression unique, car les cellules en question constituent deux catégories différentes. J'ai établi plus haut que, dans chaque nid, il convient de distinguer une initiale, située au centre du nid, seule capable de se diviser, et des cellules encore différenciées, dérivant toutes de cette initiale par mitose, mais ayant perdu tout pouvoir de division. On ne peut donc considérer comme demeurées à l'état embryonnaire que les initiales

des nids, à l'exclusion de toutes les autres petites cellules basales, qui sont simplement des cellules indifférenciées groupées d'une manière provisoire, en attendant leur différenciation. Cette seconde catégorie de cellules doit prendre le nom d'*histoblastes*, qui leur a été donné par KUNCKEL d'HERCULAIS (1875) dans le cas des Volucelles (Diptères).

De petites cellules, analogues à celles de l'intestin, existent aussi dans d'autres organes des Insectes. Elles ont été également qualifiées d'imaginale par les auteurs. Leur mode de multiplication reste encore inconnu ; on ne sait pas si elles dérivent, comme dans l'intestin, d'initiales seules capables de se diviser. Cependant, comme je l'ai signalé déjà dans mon premier mémoire, les petites cellules de certains organes, les muscles intestinaux par exemple, prolifèrent périodiquement avant de se différencier, d'une façon de plus en plus intense pendant les mues larvaires successives jusqu'à la mue nymphale. Elles ne sont donc pas expressément destinées à l'histogenèse imaginale et ne peuvent être appelées non plus imaginale.

E. — Les rénovations épithéliales et leur signification.

Les rénovations de l'épithélium de l'intestin moyen ont été signalées dans les divers groupes d'Insectes avec deux modalités : elles sont soit périodiques et totales, soit continues et partielles. Ces deux modes de rénovation peuvent être observés aux divers stades de la vie de l'animal.

La rénovation totale a été universellement reconnue pendant la pronymphose des Insectes holométaboliques. Elle se présente périodiquement chez les Coléoptères de la famille des Hydrophilides (BIZZOZERO, 1892 ; RENGEL, 1897). Les rénovations continues et partielles de l'épithélium intestinal ont été aussi constatées chez des Insectes adultes : chez les Fourmis par KARAWAIEW (1896), chez les Orthoptères (*Orthocanthacris aegyptia*) par HOLLANDE (1927).

Chez les larves d'Insectes, les rénovations totales de l'épithélium ont été rarement signalées. Cependant MÖBUSZ (1897) les a rencontrées chez les Coléoptères du genre *Anthrenus* et VERRON (1897, 1903) chez le ver à soie. Elles se produisent périodiquement à l'approche des mues. Dans l'intervalle des mues,

certain auteurs ont constaté nettement des rénovations continues et partielles de l'épithélium intestinal. Par exemple, pour les larves de Coléoptères BIEDERMANN (1898) en a observé chez *Tenebrio molitor* et RUNGUS (1911) chez *Dytiscus marginalis*. Mme HUFNAGEL (1917) a constaté l'existence de rénovations partielles chez les chenilles d'*Hyponomeuta*.

En outre, beaucoup d'auteurs (VAN GEHUCHTEN, VOINOV, etc.) ont admis pour l'épithélium de l'intestin larvaire une rénovation partielle, mais très restreinte, car ils n'ont constaté que le détachement d'un petit nombre de cellules épithéliales. C'est ainsi que METALNIKOFF (1908) a observé « rarement » des rénovations partielles de l'épithélium dans l'intestin des chenilles de *Galleria*.

D'après mes observations, il se produit chez *Galleria*, des rénovations périodiques et totales à toutes les mues larvaires, et des rénovations continues et partielles à tous les stades de la vie.

Dans l'intestin d'*Achroia*, que je n'ai étudié que dans la phase larvaire, j'ai retrouvé les mêmes phénomènes : rénovations périodiques pendant les mues et rénovations continues dans l'intervalle des mues.

Je pense donc que les rénovations périodiques et totales de l'épithélium ne sont pas, comme on l'a pensé, un phénomène rare chez les Insectes. Elles ont probablement échappé à l'observation à cause de la difficulté de reconnaître chez les larves l'approche des mues. Les rénovations continues et partielles doivent être un processus très général aux divers stades de la vie des Insectes, puisque les auteurs ont signalé très souvent dans l'intestin la présence de vésicules, produits de la dégénérescence cellulaire.

Chez *Galleria*, les rénovations continues et partielles s'observent déjà dans l'épithélium embryonnaire. Chez les embryons, les cellules épithéliales des deux catégories (voir p. 34) se détruisent de temps en temps. Elles commencent par se vacuoliser, puis leur protoplasme s'étire, constituant, dans la cavité du mésentéron, une masse spongieuse (fig. XIX C). En même temps, le noyau subit des phénomènes de chromatolyse (nd, fig. XIX C, D). C'est dans cet épithélium dégénéré, que nous avons observé la multiplication caryocinétique des petites cel-

lules basales (*m*, fig. XIX D). La dégénérescence se produit toujours dans la plupart des cellules épithéliales du mésentéron. Cependant, ces renouveaux épithéliaux embryonnaires se répètent un certain nombre de fois et doivent être rapprochés des renouveaux continus et partiels de l'épithélium de l'intestin larvaire. Mes observations diffèrent donc de celles de VERNON, qui prétend avoir trouvé, chez l'embryon du Ver à soie

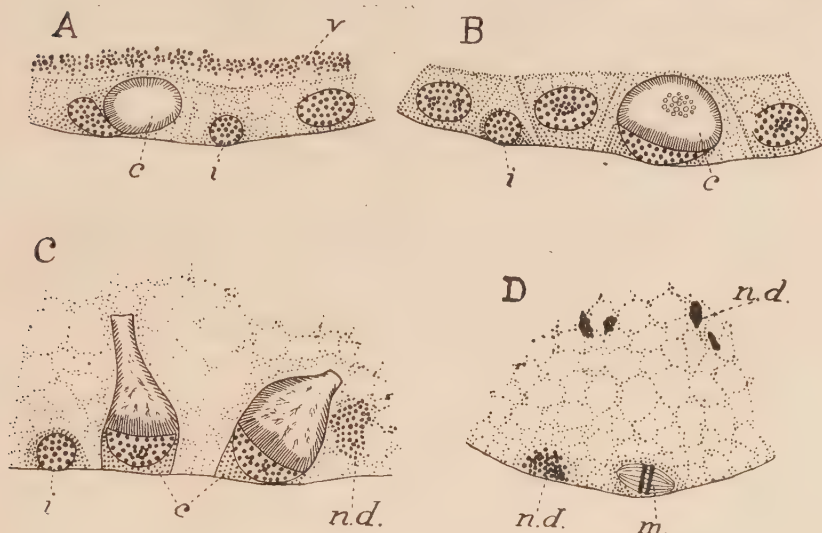


Fig XIX. — Epithélium du mésentéron embryonnaire de *Galleria*. $\times 4000$.

A, B, Deux catégories de cellules épithéliales plus ou moins intactes ; *c*, cellules caliciformes ; *i*, petites cellules basales ; *v*, reste du vitellus ; C, Dans l'épithélium fortement dégénéré, cellules caliciformes *c* redressées ; *nd*, noyaux dégénérés ; D, Dans l'épithélium fortement dégénéré, on observe la mitose *m* d'une petite cellule basale.

près d'éclore, une rénovation totale de l'épithélium du mésentéron, semblable à celle qui se produit à chaque mue larvaire. L'auteur suppose même qu'il doit se produire corrélativement une véritable « mue intraovulaire ».

Les renouveaux continus et partiels se retrouvent pendant toute la vie larvaire de *Galleria*. Elles sont faciles à constater si l'on tient compte d'une part de l'activité incessante des petites cellules basales (voir le début de ce chapitre) et d'autre part, de la dégénérescence fréquente des cellules fonctionnelles dans l'intervalle des mues (voir les chapitres II et III). Cette

dégénérescence se produit, en général, dans une vaste région, ou en plusieurs régions assez étendues de la surface de l'épithélium. Chez les chenilles très jeunes on peut suivre très facilement la dégénérescence des cellules épithéliales, car l'intestin a alors un très faible volume et ne comprend qu'un nombre peu élevé de cellules fonctionnelles. Plus la chenille est âgée, plus le nombre de cellules épithéliales augmente, et plus il est difficile de suivre leur dégénérescence. Cependant les stades de dégénérescence sont toujours nombreux parmi elles. Les rénovations continues et partielles de l'épithélium sont donc toujours très intenses.

A l'approche de chaque mue, les cellules épithéliales dégèrent toutes simultanément (*épd*, Pl. I, fig. 1, 2, 4, 7, Pl. V, fig. 51, fig. XVIII A). C'est à ce moment qu'il est le plus facile de constater la destruction épithéliale. Ce phénomène a été reconnu par les auteurs, mais seulement au début de la métamorphose. Après cette rénovation totale, les cellules du nouvel épithélium commencent tout de suite à dégénérer et les rénovations continues et partielles ont lieu même avant la mue.

De même, il se produit d'abord une rénovation totale, suivie de rénovations continues et partielles pendant la mue nymphale, c'est-à-dire pendant la pronymphose.

Pendant la nymphose de *Galleria*, puis pendant la vie adulte,

Phase embryon- naire	Phase larvaire			Métamorphose		Phase adulte
	dans l'intervalle des mues	pendant chaque mue	dans l'intervalle des mues	pendant la pronymphose	pendant la nymphose	
Rénovations continues et partielles	Rénovations continues et partielles	Rénovation totale	Rénovations continues et partielles	Rénovation totale	Rénovations continues et partielles	Rénovations continues et partielles
		Rénovations continues et partielles		Rénovations continues et partielles		

les rénovations⁴ continues et partielles s'observent encore comme dans l'intervalle des mues larvaires.

Je donne ci-contre un tableau indiquant schématiquement les modalités des rénovations de l'épithélium de l'intestin moyen chez *Galleria* aux divers stades de la vie.

Quelle est la signification des divers modes de rénovations épithéliales? Les rénovations continues et partielles ont pour conséquence la destruction successive des cellules fonctionnelles dans les différentes régions de l'épithélium. La dégénérescence des cellules cylindriques se produit à la fin d'une phase d'absorption comme à la fin d'une phase de sécrétion. La destruction fréquente des cellules épithéliales doit résulter alors de l'usure des cellules due à leur fonctionnement. Les rénovations continues et partielles de l'épithélium pendant toute la vie, sont donc des rénovations d'ordre *physiologique*.

Il n'en est pas de même pour les rénovations périodiques et totales. Pendant chaque mue, les petites cellules basales présentent une activité de multiplication particulièrement intense sur toute la surface de l'épithélium et se développent ensuite simultanément. Cette activité coïncide d'ailleurs avec celle des petites cellules d'autres organes. Dans ces conditions les rénovations périodiques et totales doivent être considérées comme résultant de facteurs d'ordre *héréditaire*.

D'autre part, pendant ces rénovations périodiques, la dégénérescence des cellules épithéliales est simultanée. Pendant la pronymphose, les cellules épithéliales peuvent même se détacher en bloc sans subir préalablement cette dégénérescence. Je pense donc que le détachement périodique des cellules épithéliales pourrait être dû à des modifications physiologiques encore inconnues coïncidant avec la mue.

F. — Les éléments inclus dans les cellules cylindriques.

Pendant les mues de *Galleria* on peut observer au sein du cytoplasme des cellules cylindriques du nouvel épithélium, des éléments sphériques ou ovalaires, soit isolés, soit groupés, qui se trouvent entourés d'un espace circulaire. Ces éléments inclus se présentent pendant la mue nymphale, avec des caractéristiques

tères très définis dans l'épithélium pronymphal venant de se former (*in*, Pl. V, fig. 51).

A ce stade, on constate que les éléments inclus, de taille variable, souvent petite, ont la plupart, la constitution d'une cellule : chacun possède un noyau à membrane nucléaire nette, et une petite quantité de cytoplasme entouré d'une membrane cellulaire. Le noyau offre une structure semblable à celle du noyau des cellules cylindriques : il comprend des grains de chromatine et souvent même de petits amas granuleux chromatiques.

Dans la même cellule on peut trouver des éléments inclus par groupe de 2, de 3, ou de 4, rarement plus de 5. Les éléments d'un même groupe sont toujours intimement accolés les uns aux autres et prennent la forme d'un haricot. Ils semblent résulter de la multiplication d'un élément inclus isolé. Cette multiplication doit être mitotique, car j'ai vu maintes fois, dans les groupes inclus, une figure caryocinétique assez typique. L'élément supérieur du groupe inclus dans la figure 52 (Pl. V) paraît nous présenter une anaphase : il est allongé et possède deux groupes de grains de chromatine.

Les éléments sont généralement inclus dans la moitié apicale de la cellule épithéliale, entre son noyau et sa surface libre ; parfois dans la moitié basale, entre son noyau et sa base.

Ces éléments sont expulsés de l'épithélium et tombent dans la cavité intestinale, isolés ou groupés comme ils l'étaient dans les cellules (*inn*, Pl. V, fig. 51).

Avant l'expulsion, on constate parfois que les éléments ont dégénéré déjà dans les cellules. Aussi peut-on voir un élément inclus dégénéré (*ind*, Pl. V, fig. 53) sous forme d'une boule sombre, à côté d'un autre *in* resté normal.

Pendant les mues de la chenille active, on peut trouver de tels éléments inclus dans les cellules cylindriques à l'état assez jeune ou ayant à peine terminé leur développement. Ils ne forment cependant pas de groupes de nombreux composants, et on ne les voit que groupés par deux.

Les éléments inclus isolés peuvent atteindre une taille assez grande (*in* Pl. V, fig. 55), comprenant une masse de cytoplasme d'aspect homogène, au milieu de laquelle se trouve un groupe de grains de chromatine. Parmi ces derniers, on observe sou-

vent des granules fuchsinophiles isolés comme dans le noyau des cellules épithéliales.

Lorsqu'un élément se trouve inclus en face du noyau de la cellule, celui-ci s'excave pour le coiffer (pl. V, fig. 55).

Dans un groupe, les éléments se présentent comme dans l'épithélium pronymphal : accolés entre eux et sous la forme de haricots. Cet aspect paraît résulter d'une division (*in* Pl. V, fig. 57).

Comme dans l'épithélium pronymphal, les éléments inclus dans l'épithélium de l'intestin larvaire se trouvent aussi bien dans la moitié apicale de la cellule que dans la moitié basale. Ils sont également expulsés dans la cavité intestinale.

D'après l'ensemble de leurs caractères, les éléments inclus produits pendant les mues larvaires se rapprochent beaucoup de ceux de l'épithélium pronymphal. Cependant, les premiers ne présentent souvent pas une structure cellulaire parfaite : on n'en voit nettement ni la membrane cellulaire, ni la membrane nucléaire.

En somme, la structure et l'évolution (multiplication et dégénérescence) des éléments inclus en général nous permettent d'affirmer que ce sont de véritables cellules. On peut se demander alors quelle est l'origine, exogène ou endogène, de ces cellules incluses. Pour les raisons qui suivent, on peut penser à une origine endogène.

L'apparition des éléments inclus n'a lieu, chaque fois, que dans un petit nombre de cellules cylindriques réparties dans diverses régions de l'épithélium. Dans les mêmes endroits, on observe la présence, dans certaines cellules, d'une part de petits amas granuleux chromatiques (*ch*, Pl. V, fig. 51), d'autre part, de petites sphérules constituées soit uniquement de cytoplasme d'aspect homogène (*inp*, Pl. V, fig. 56), soit de cytoplasme avec un ou deux amas chromatiques (*in*, Pl. V, fig. 54). Je pense que ces sphérules peuvent être des stades de formation des cellules incluses. La genèse de ces cellules peut alors être conçue, mais naturellement d'une manière hypothétique, de la manière suivante. Il sort du noyau de certaines cellules cylindriques des amas de chromatine qui s'entourent d'une goutte de cytoplasme remanié, constituant d'abord une sphérule incluse. Celle-ci s'accroît pendant que les amas de chro-

matine se fragmentent en grains : on a alors un élément comme celui *in* de la figure 56, puis comme celui de la figure 55. Lorsqu'un élément inclus acquiert la constitution d'une cellule, il peut se diviser et donner un groupe de cellules incluses.

Les sphérules n'arrivent pas toutes à constituer les cellules incluses et elles sont souvent expulsées de l'épithélium sous des aspects moins parfaits.

Ce que je viens d'exposer ne me permet pas de considérer les cellules incluses comme des parasites, bien qu'à l'état parfait elles ne soient pas sans ressemblance avec des protistes intracellulaires.

Le mode de production possible des cellules endogènes que je décris ici n'est pas invraisemblable, car on connaît chez les protistes, et même chez certains embryons, maints exemples de cellules endogènes.

Il est difficile de savoir quelle est la signification des cellules endogènes de l'intestin moyen de *Galleria*. Ces éléments se rencontrent chez presque tous les individus et à des époques bien déterminées : à l'approche des mues. Il paraît donc peu probable qu'ils aient une origine pathologique. D'autre part, on peut remarquer que l'époque de leur apparition est précisément celle de l'augmentation en nombre des nids de petites cellules. J'ai donné plus haut une explication possible de la multiplication des initiales des nids (p. 122). Mais on peut aussi envisager que les cellules endogènes puissent donner naissance aux initiales, avec lesquelles elles ne sont pas sans ressemblance. Il ne s'agit là, naturellement, que d'une hypothèse, que j'émets faute d'une autre explication.

LÉGER et DUBOSCQ (1900, 1902) ont signalé, dans l'épithélium intestinal de certains insectes (Grillons) et de Myriapodes, la présence de sphérules hyalines, pourvues souvent de granules chromatiques, assez semblables aux éléments inclus de *Galleria*. Ces auteurs ne considèrent pas non plus les sphérules comme des parasites, mais comme des produits de sécrétion intestinale. Puisque les éléments inclus de *Galleria* peuvent avoir la constitution de véritables cellules, et se multiplier comme elles, ils doivent avoir une signification différente.

Remarquons que Mme HUFNAGEL a décrit sous le nom de « boules d'épuration », dans l'épithélium intestinal de jeunes

chrysalides, des sphérules pourvues de granules chromatiques semblables à celles que je viens de décrire parmi les stades de la formation des cellules endogènes. Selon cet auteur, la présence de ces boules aurait la signification d'un « processus d'épuration » de l'épithélium nymphal pour réaliser un épithélium imaginal (voir p. 95). A mon avis, ces boules ne seraient autre chose que des éléments inclus, comme chez *Galleria*. Il est possible que, chez certains insectes, ou seulement à certains stades de leur vie, elles n'arrivent pas à constituer des cellules endogènes comme pendant les mues de *Galleria*. Cependant, si ces boules ont une signification d'épuration dans le sens de Mme HUFNAGEL, il est certain que ce processus n'est pas propre à réaliser physiologiquement un épithélium imaginal, puisqu'il s'observe aussi dans l'intestin des larves.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Je résume ici les principales notions qui se dégagent du présent travail.

1. L'origine des cellules caliciformes dans l'intestin moyen des chenilles de Lépidoptères a suscité entre les auteurs beaucoup de discussions. Les données qui ont été utilisées dans ces discussions sont toutes tirées de la morphologie des cellules épithéliales. Personne n'a suivi la différenciation et le développement des cellules basales, origine des cellules épithéliales. Dans ce travail, j'établis d'une façon décisive que l'épithélium fonctionnel de l'intestin moyen, chez les chenilles de *Galleria* et d'*Achroia*, se compose de deux catégories de cellules distinctes : les cellules caliciformes et les cellules cylindriques, qui dérivent toutes deux directement des petites cellules basales. Les cellules caliciformes présentent toujours une structure spécifique et une évolution indépendante ; on peut les distinguer toujours des cellules cylindriques à l'état normal ou à l'état de dégénérescence, si l'on utilise une technique histologique convenable.

D'ailleurs, les cellules caliciformes existent déjà dans le mésentéron embryonnaire. Elles sont toujours présentes pendant la phase larvaire. Elles disparaissent seulement au début de la métamorphose, après la rénovation totale de l'épithélium larvaire.

2. L'histophysiologie des cellules cylindriques de l'intestin moyen des Insectes a été abondamment étudiée. Les auteurs ne sont pas d'accord sur leur rôle. Ils les considèrent, les uns comme toujours sécrétantes (DEGENER, par exemple), les autres comme alternativement absorbantes et sécrétantes (Mc. DONNOUGH, SHINODA, etc.). Mais aucun n'apporte à l'appui de son opinion des preuves suffisantes : ils se contentent de caractères histologiques vagues.

J'établis que, chez *Galleria*, les cellules cylindriques jouent

à certains stades un rôle dans l'absorption des aliments, en y révélant la présence de substances grasses que l'acide osmique noircit. J'accorde en outre à ces cellules un rôle sécrétoire, car j'y trouve, à d'autres stades, des granulations acidophiles abondamment accumulées dans le cytoplasme. En général, la présence de substances grasses noircies et la présence des granulations acidophiles s'excluent mutuellement dans l'épithélium. Les cellules cylindriques dégèrent et se détruisent toutes à la fin d'une phase d'absorption comme à la fin d'une phase de sécrétion. La même cellule ne peut donc être alternativement absorbante et sécrétante. Il doit se succéder dans l'intestin des générations de cellules cylindriques toutes absorbantes et des générations de ces cellules toutes sécrétantes.

3. Les auteurs pensaient, en général, que la plupart des cellules fonctionnelles de l'intestin moyen étaient permanentes pendant toute la vie larvaire, qu'elles se renouvelaient une seule fois, au début de la métamorphose, puis que ces nouvelles cellules subsistaient sans renouvellement pendant cette dernière phase. J'établis au contraire que, chez *Galleria* (ainsi que chez *Achroia* dont j'ai étudié en détail seulement la phase larvaire), les cellules fonctionnelles de l'intestin moyen ont une durée très éphémère, et qu'après une période de fonctionnement, elles dégèrent. Par exemple : avant chaque mue larvaire, l'épithélium subit une rénovation totale. Les cellules cylindriques de l'épithélium renouvelé sont toutes sécrétantes et renferment des granulations acidophiles. Puis elles dégèrent, et, au moment de la mue, elles ont toutes disparu. Tout ce processus (fonctionnement et dégénérescence de l'épithélium sécrétant) n'a duré que quelques heures.

On observe ainsi la dégénérescence de cellules fonctionnelles localement dans l'intervalle des mues et pendant toute la métamorphose, et dans toute l'étendue de l'intestin moyen à l'approche de chaque mue larvaire et au début de la métamorphose.

La dégénérescence est suivie, chaque fois, d'une rénovation. Il se succède donc des rénovations partielles et continues (dans l'intervalle des mues et pendant la métamorphose) et des rénovations totales et périodiques (à l'approche de chaque mue larvaire et au début de la métamorphose).

4. Toutes les rénovations de l'épithélium fonctionnel de l'intestin moyen s'effectuent aux dépens des petites cellules basales. Ces dernières passent ainsi par autant de phases d'activité qu'il y a de rénovations : elles sont donc en activité pendant toute la vie de l'animal, même chez l'embryon. Cette activité acquiert périodiquement, à l'approche des mues, une intensité particulière, analogue à celle que tous les auteurs ont reconnue au début de la métamorphose.

Les faits précédents s'opposent à la notion classique, selon laquelle les cellules basales seraient expressément destinées au renouvellement de l'épithélium au début de la métamorphose, et mériteraient ainsi d'être appelées « imaginales ». La notion classique reposerait, semble-t-il, sur des observations fragmentaires : les auteurs n'avaient pas fait l'étude complète de l'évolution des petites cellules basales, pas plus que de celle des cellules fonctionnelles, à tous les stades de la vie.

L'étude des Lépidoptères conduit, en outre, à penser que l'évolution des petites cellules de l'intestin moyen ainsi que leur rôle dans l'édification de l'épithélium aux divers stades de la vie, se présentent d'une manière analogue chez tous les Insectes quel que soit leur mode de développement (voir encore p. 124).

5. La notion classique a été appliquée par les auteurs non seulement aux petites cellules de l'intestin, mais également aux petites cellules d'autres organes chez les Insectes holométaboliques. Aussi les auteurs ont-ils appelé « imaginales » toutes ces cellules. Dans leur esprit, les organes larvaires sont accompagnés des ébauches des organes imaginaires, qui restent latentes pendant la vie larvaire. Cette idée ne diffère pas beaucoup de celle des anciens entomologistes sur les mues, considérées comme emboîtées les unes dans les autres. D'autre part, les auteurs n'ont cherché à comprendre, dans la série de leurs théories explicatives de la métamorphose des Insectes, que par quel processus l'animal se dépouille des organes larvaires ; c'est-à-dire les phénomènes d'histolyse. J'ai démontré dans mon premier mémoire que toutes ces théories sont mal fondées : leurs auteurs ignoraient l'allure de l'évolution des petites cellules. Le présent mémoire, consacré à l'exposition détaillée de l'évolution des petites cellules dans l'intestin moyen,

montre qu'il se produit, à l'approche des mues larvaires comme à l'approche de la mue nymphale, une histogenèse périodique de l'épithélium, en même temps qu'une histolyse. Chez les Lépidoptères étudiés, l'histogenèse périodique, comme je l'ai signalé déjà dans mon premier mémoire, s'observe encore dans d'autres organes pourvus de petites cellules, les muscles, par exemple. Cependant, pour l'intestin, il s'y ajoute l'histogenèse continue, partielle, de l'épithélium dans l'intervalle des mues, ainsi que chez l'adulte. D'autre part, dans l'intestin moyen l'histogenèse, périodique ou continue, est accompagnée d'histolyse. Ces deux particularités, propres à cet organe, doivent être la conséquence du fonctionnement spécial de l'intestin.

Pendant les mues, outre l'activité intense des petites cellules dans l'histogenèse périodique des divers organes, on observe encore — le fait est d'ailleurs bien connu — une activité périodique des cellules différenciées, par exemple des remaniements dans les cellules épithéliales de l'intestin antérieur, de l'intestin postérieur, des trachées, de l'hypoderme, etc.

J'ai insisté, dans mon premier mémoire, sur l'importance de cette périodicité de l'activité cellulaire, et j'y ai exposé une interprétation — *théorie de l'activité cellulaire périodique* — non seulement des métamorphoses, mais aussi de l'ensemble du développement des Insectes, valable sans doute pour tout le groupe des Arthropodes. Ce phénomène de périodicité doit être très répandu chez les Insectes. Mais il est fugace et échappe à l'observation si l'on ne s'attache pas à trouver, comme je l'ai fait pour *Galleria* et *Achroia*, des caractères extérieurs qui indiquent l'approche des mues.

Les conceptions auxquelles m'ont conduit les recherches que je viens d'exposer permettent d'envisager des points de vue nouveaux dans le problème du développement des Insectes.

Résumé du mémoire.

I. BIOLOGIE

J'étudie la durée du développement aux divers stades de la vie et j'établis une courbe de la croissance larvaire.

Je décris chez *Galleria*, ainsi que chez *Achroia grisella*, des caractères morphologiques qui permettent de reconnaître l'approche des mues et rendent possible l'étude des phénomènes histologiques périodiques pendant les mues larvaires.

II. STRUCTURE ET HISTOGENÈSE DE L'INTESTIN MOYEN LARVAIRE

Structure. — L'épithélium se compose, pendant toute la vie larvaire, de deux catégories de cellules fonctionnelles (cylindriques et caliciformes) et de petites cellules basales. Je trouve cette structure même dans le mésentéron embryonnaire.

Histogenèse. — J'étudie en détail la formation du nouvel épithélium pendant chaque mue larvaire, au moment d'une rénovation totale et périodique. Je montre que les petites cellules basales constituent, dès le début de leur différenciation, deux catégories distinctes et se développent directement en cellules cylindriques ou en cellules caliciformes.

Cellules caliciformes. — J'étudie ensuite l'évolution complète de ces cellules, ainsi que leur physiologie. Les cellules caliciformes, comme les cellules cylindriques, ne sont pas permanentes; elles dégèrent de temps en temps.

J'établis ainsi que les cellules caliciformes constituent une catégorie distincte de cellules fonctionnelles et qu'elles ne dérivent jamais que des petites cellules basales.

Formations apicales des cellules cylindriques. — Je décris la formation et la régénération de la bordure en brosse et j'établis les caractères des brosses régénérées. Je trouve, à la surface des brosses, une *membrane apicale*, qui se différencie toujours en même temps que la bordure en brosse. Je mets en évidence que la membrane péritrophique des auteurs n'est autre chose que l'ensemble de ces membranes apicales tombées dans la cavité intestinale.

III. HISTOPHYSIOLOGIE DE L'INTESTIN MOYEN LARVAIRE

Absorption intestinale. — Je critique les conclusions tirées de l'étude expérimentale de l'absorption intestinale chez les Insectes. Je fais ressortir, d'après les constatations des auteurs eux-mêmes, que les phénomènes d'absorption des substances expérimentées doivent être différents de ceux de l'absorption des aliments. J'étudie l'absorption sur des chenilles norma-

lement alimentées. J'établis que l'absorption des substances grasses noircies sur les coupes par l'acide osmique, s'effectue exclusivement par l'intestin moyen, et, dans celui-ci, uniquement par les cellules cylindriques. Ces cellules sont donc absorbantes. Elles dégèrent à la fin de chaque phase d'absorption.

Sécrétion intestinale. — Je fais connaître que les cellules cylindriques, à certaines périodes de la vie de l'animal, sont sécrétantes. Je décris leurs produits de sécrétion (granulations acidophiles incluses dans le cytoplasme) et ses modes d'évacuation. Les cellules cylindriques sécrétantes dégèrent, elles aussi, au cours de l'évacuation de leurs produits de sécrétion.

Les phénomènes de dégénérescence cellulaire. — Je fais une étude minutieuse de ces phénomènes dans les cellules cylindriques sécrétantes et absorbantes. Je trouve qu'il peut se produire, aux dépens de cellules en dégénérescence, trois sortes de formations que je désigne sous le nom de *mamelons*, de *corpuscules sphériques* et de *cellules raccourcies*. Je les décris en détail.

Les cellules raccourcies sont des cellules ayant perdu leur partie apicale. Elles acquièrent parfois une nouvelle bordure en brosse. Je précise leurs caractères pour ne pas les confondre, comme l'ont fait les auteurs, avec des cellules normales.

Les mamelons et les corpuscules, parties de cellules dégénérées, présentent de grandes analogies de forme, de structure et de position avec les vésicules de sécrétion décrites par beaucoup d'auteurs chez les Insectes. Je pense même qu'elles sont identiques, par conséquent je ne puis admettre la théorie classique de la sécrétion sous forme de vésicules.

IV. MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DE L'INTESTIN MOYEN PENDANT LA MÉTAMORPHOSE

Evolution morphologique. — Je décris, stade par stade, la diminution de volume de l'intestin moyen : elle s'effectue par une série de plissements de l'épithélium, suivis d'autant de détachements des plis formés.

Evolution histologique. — Je montre que l'épithélium renouvelé, à la suite du détachement de l'épithélium larvaire, n'est pas comme on l'a pensé l'épithélium de l'imago. Il subit encore des renouveaux continus très intenses pendant la pronymphose et la nymphose. Je retrouve encore des renouveaux analogues dans l'épithélium intestinal de l'imago libre.

Les cellules caliciformes sont absentes après la rénovation de l'épithélium larvaire. Il n'existe ultérieurement dans l'intestin moyen qu'une seule catégorie de cellules fonctionnelles, d'aspect cylindrique. Je décris la sécrétion et la dégénérescence de ces cellules, ainsi que l'évolution des petites cellules basales pendant toute la métamorphose.

V. L'ACTIVITÉ DES CELLULES BASALES ET SES RAPPORTS AVEC L'HISTOGENÈSE DE L'ÉPITHÉLIUM PENDANT LES DIVERS STADES DE LA VIE

J'envisage d'une façon nouvelle l'origine des cellules basales. Je trouve que ces cellules sont isolées dans le mésentéron embryonnaire et groupées en nids déjà chez les chenilles très jeunes. Dans chaque nid, il n'y a généralement qu'une seule cellule capable de se diviser, donc une seule ini-

tiale; elle est située au centre du nid. D'autre part, le nombre des nids, donc celui des initiales, augmente considérablement pendant la phase larvaire. J'ai pu observer deux initiales juxtaposées. Je pense que c'est le stade qui suit immédiatement la multiplication des initiales.

Je dresse des statistiques, aux divers stades de la vie, à la fois du nombre de cellules basales et du nombre de cellules fonctionnelles. La variation parallèle de ces deux nombres montre que l'activité des cellules basales atteint son maximum dans la phase larvaire. C'est donc dans cette phase qu'elles ont le plus d'importance pour l'édification de l'épithélium, ce qui est le contraire de ce qu'on a généralement pensé.

J'ai observé les rénovations continues partielles, parfois très intenses, de l'épithélium fonctionnel, ainsi que les phénomènes de dégénérescence de ses cellules, à tous les stades de la vie, même chez l'embryon. Je les interprète comme des rénovations physiologiques, conséquences de l'usure des cellules fonctionnelles. En outre, je trouve des rénovations périodiques totales à l'approche des mues larvaires, comme à l'approche de la mue nymphale. Je les interprète comme des rénovations héréditaires.

Enfin, j'étudie certains éléments inclus dans le cytoplasme des cellules cylindriques, qui me paraissent être des cellules endogènes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1921. ANDREWS (Joy. E.). — Some experiments with the larva of the Bee-moth *Galleria mellonella* L. *Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts, Lett.* 20.
1900. ANGLAS (J.). — Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. *Bull. Scient. France et Belgique*, vol. XXXIV.
1904. — De l'origine des cellules de remplacement de l'intestin chez les Hyménoptères. *C. R. Soc. Biol.*, t. LVI.
1890. BALBIANI (E. G.) — Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif des *Cryptops*. *Arch. Zool. expér.*, 2^e sér., t. 8.
- 1899-1901. BERLESE. — Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. *Rivista Pat. Veget.*, anno 8, 9, 10.
- 1909-1927. — Gli Insetti.
1898. BIEDERMANN. — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. *Pflügers Arch. f. Physiol.* Bd. 72.
1892. BIZZOZERO. — Sulle ghiandole tubulari del tubo gastro-enterico e suoi rapporti coll'epitelio di rivestimento delle mucose. *Att. Acad. di Torino*, t. 27.
1923. BLUNCK (H.). — Die Entwicklung des *Dysticus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago, 2. Teil. Die Metamorphose (B. Das Larven und das Puppenleben). *Zs. wiss. Zool.* (8), 3.
1925. BOGOIAWLENSKY (K.). — Zur Frage über den Bau des Darmes und die Morphologie der Verdauung bei den Insekten (en russe). *Revue Zool. russe*, t. V.
1912. BRAUN (M.). — Das Mitteldarmepithel der Insektenlarven während der Häutung. *Zeitsch. f. Wiss. Zoologie*, Bd. CIII, Heft, 1.
1921. CHASE (R. W.). — The length of life of the larva of the wax moth, *Galleria mellonella* L. in its different stadia. *Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts, Lett.* 20.
1920. CHATTON (E.). — Les membranes péritrophiques des Drosophiles (Diptères) et des Daphnies (Cladocères); leur genèse et leur rôle à l'égard des parasites intestinaux. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. XLV.
1895. CUÉNOT (L.). — Etudes physiologiques sur les Orthoptères. *Arch. Biol.*, t. 44.
1898. — La région absorbante dans l'intestin de la Blatte. Critique d'un travail de Métalnikoff. *Arch. Zool. expér.* (3), VI, Notes et Revue.
1902. DEEGENER (P.). — Anmerkung zum Bau der Regenerationskrypten des Mitteldarms von *Hydrophilus*. *Zool. Anz.* Bd. 25.
1904. — Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Teil I, *Cybister ræselii* Curtis. *Zool. Jahrb. Anat.* Bd. 20.
1908. — Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Teil. II. *Malacosoma castrense* L. *Zool. Jahrb. Anat.* Bd. 26.
1909. — Beiträge zur Kenntnis der Darmsecretion. 1 Teil. *Deilephila euphorbiae* L. *Arch. f. Naturg.*, 75. Jahr:

1911. — Zur Beurteilung der Insektenpuppe. *Zool. Anz.* Bd. XXXVII.
1913. — Der Darmtraktus und seine Anhänge. *Handbuch der Entomologie*, Chr. Schröder, Jena.
1899. DIERCKX (Fr.). — Etude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides avec quelques remarques sur le classement des Carabides. *La Cellule*, vol. 16.
1925. EVENIUS (J. und C.). — Kryptenzellen und Epithelregeneration im Mitteldarm der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) *Zool. Anz.*, 62.
1887. FAUSSEK (V.). — Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* 45 Bd.
- 1918-1919. FOA (Anna). — L'epithelio dell' Intestino medio nel baco da seta sano e in quello malato di flaccidezza. *Rend. d. Istituto Bac. d. R. Sc. super. di Agric. in Portici*, vol. III, p. 41-68.
1886. FRENZEL (J.). — Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXVI.
1891. — Der Mechanismus der Secretion. *Centrbl. Phys.*
1904. HENNEGUY (L. F.). — Les Insectes, Paris.
1920. HIROWO ITO. — On the metamorphosis of the alimentary canal of *Bombyx mori*. *Bull. Sericul. College*, Tokyo, vol. II.
1923. HOLLANDE (A. C.). — L'origine et la nature des cristaux des cellules caliciformes de l'intestin moyen de la chenille tordeuse du chêne (*Tortrix viridana* L.). *Arch. anat. microsc.*, 19.
1927. — La rénovation de l'épithélium de l'intestin moyen du Criquet égyptien *Orthacanthacris (Acridium) aegyptia* L. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 184.
1918. HUFNAGEL (Mme A.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.). *Arch. de Zool. exp.*, t. 57.
1876. JOUSSET DE BELLESME. — Physiologie comparée. Recherches expérimentales sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte, Paris.
1898. KARAWAIEW (W.). — Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. IX.
1887. KOWALEWSKY (A.). — Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. *Zeitschr. f. w. Zool.* Bd. XLV.
- 1875-1878. KÜNCKEL D'HERCULAIS (J.). — Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris.
1899. LÉGER et DUBOSQ. — Notes biologiques sur les Grillons. II. Cristalloïdes intranucléaires. III. *Gregarina Davini*. *Arch. de Zool. expér.* Notes et Revue (5), VII.
1900. — Notes biologiques sur les Grillons. IV. Sécrétion intestinale. *Ibid.*, t. VIII.
1902. — Les grégaires de l'épithélium intestinal chez les Trachéates. *Arch. de Parasitologie*, VI, n° 3.
1883. LEYDIG. — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn.
1909. MAC DUNNOUGH (J.). — Über den Bau des Darms und seiner Anhänge von *Chrysopa perla* L. *Arch. f. Naturgesch.*, 75. Jahrg. I. Bd. 3, Heft.
1896. METALNIKOFF (S.). — Sur l'absorption du fer par le tube digestif de la Blatte. *Bull. de l'Acad. Imp. des Sciences* Saint-Petersbourg, vol. 4.
1908. — Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*. *Arch. Zool. expér.*, vol. VIII.

1926. MILLOT (J.). — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Bull. Biologique de la France et de la Belgique*. Suppl. VIII.
1889. MINGAZZINI (P.). — Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Larve e Insetti perfetti). *Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel*, Bd. 9.
1897. MÖBUSZ (A.). — Ueber den Darmkanal der *Anthrenus*-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. *Arch. f. Nat.* Bd. 63, 1.
1899. NAZARI. — Ricerche sulla struttura del tubo digerente e sul processo digestivo del *Bombyx mori* allo stato larvale. *Ric. Labor. Anat. Roma*, VII.
1897. NEEDHAM (J. G.). — The digestive epithelium of Dragonfly-Nymphs. *Zool. Bull. Boston*, I.
1926. OSAMU SHINGDA. — Contributions to the knowledge of intestinal secretion in Insects. *Mém. Coll. Sc.*; Kyôto Imper. Univ.
1928. PAILLLOT (A.). — Les maladies du Ver à soie. Lyon.
1922. PARLOVSKY and SARIN. — On the structure of the alimentary canal and its ferments in the Bee (*Apis mellifera*). *Q. J. microsc. Soc.* 66.
1902. PÉREZ (Ch.). — Contribution à l'étude des métamorphoses. *Bull. Sc. de la France et de la Belgique*, t. XXXVII.
1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). *Arch. Zool. exp.*, 5^e série, t. IV.
1910. — Signification phylétique de la nymphe chez les Insectes métaboles. *Bull. Scient. France et Belgique*, t. XLIV, p. 221.
1911. — Observations sur l'histolyse et l'histogenèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.). Mémoires publiés par la classe des Sciences de l'Acad. roy. de Belgique, 2^e série, t. III.
1874. PLATEAU (F.). — Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. Mém. de l'Acad. royale des Sciences, etc. de Belgique, t. 41.
1875. — Recherches sur les phénomènes de digestion et la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique. *Ibid.*, t. 42.
1910. POYARKOFF (E.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (La Galéruque de l'Orme). *Arch. Anat. micr.*, vol. XII.
1896. RENGEL (C.). — Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. *Zeitschr. f. w. Zool.* Bd. LXII.
1898. — Ueber die periodische Abstossung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*. *Zeitschr. f. w. Zool.* Bd. LXIII.
1910. RUNGUS (H.). — Ueber eine Besonderheit des Larvendarmes von *Dytiscus marginalis*. *Zool. Anz.* Bd. 35.
1908. RUSS (E. A. L.). — Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia laevis* Zett.). *Zool. Jahrb. Anat.* Bd. XXV.
1896. SADONES (J.). — L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. *La Cellule*, t. 41.
1918. SANFORD (E. W.). — Experiments on the physiology of digestion in the Blattidæ. *Journ. of experim. Zool.*, XXV.
1887. SCHNEIDER (A.). — Ueber den Darmkanal der Arthropoden. *Zool. Beitr.*, II.
- 1912-1913. SCHRÖDER (Chr.). — Handbuch der Entomologie. Jena.
1901. SNETY (R. de). — Prétendue absorption de graisse par le jabot chez les Blattes. *Bull. Soc. entomol. de Fr.*
1838. SIRODOT. — Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. *Ann. Scien. Natur.*, 4^e série Zool., vol. 10.

1913. STEUDEL (A.). — Absorption und Sekretion in Darm von Insekten. *Zool. Jahrb. Abt. f. Zool. u. Phys.* Bd. XXX.
1929. TAHIR ERTOGROUL. — Sur l'origine de la membrane péritrophique chez le Ver à soie. *C. R. Acad. Sci.*, t. 488.
1928. TCHANG YUNG-TAI. — Observations sur la biologie des chenilles de *Galleria mellonella*. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. CIII.
- Sur l'origine, le développement et la structure des cellules caliciformes dans l'intestin moyen des chenilles de Lépidoptères. *Ibid.*
- Les renouvellements successifs (partielles ou totales) de l'épithélium de l'intestin moyen chez les chenilles de *Galleria mellonella*. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVIII.
- La structure du tube digestif et les renouvellements successifs de l'épithélium de l'intestin moyen chez les Chenilles d'*Achroia* (ou *Achroea*) *grisella* F. *Ibid.*
1929. — Sur la localisation de l'absorption intestinale et le comportement des cellules absorbantes chez les chenilles d'un Lépidoptère (*Galleria mellonella* L.). *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 488.
- La structure et les renouvellements successifs de l'épithélium du mésentéron chez l'embryon du Lépidoptère : *Galleria mellonella*. *C. R. Soc. Biol.*, t. C.
- Sur l'origine de la membrane péritrophique dans l'intestin moyen des chenilles de Lépidoptères. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. LIV.
- Recherches expérimentales sur la métamorphose de *Galleria mellonella* et considérations générales sur le développement postembryonnaire, avec de nouvelles observations histologiques. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, t. LXIII.
1928. TEODORA (G.). — La Macilenza nel baco da seta. *Bull. d. R. Stazione bacol. di Ascoli Piceno*, vol. VII.
1890. VAN GEUCHTEN. — Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la *Ptychoptera contaminata*. *La Cellule*, t. 6.
1893. — Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. *Ibid.*, t. 9.
- 1897 1898. VERNON (E.). — La evoluzione del tubo intestinale del filugello. *Atti del R. Istituto Veneto di Sc. Let. ed Arte*, t. VIII, sér. VII.
1903. — Zur Entwicklung des Darmkanals bei *Bombyx mori*. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. LXXXII.
1901. VIGNON (P.). — Recherches de cytologie générale sur les épithéliums. *Arch. Zool. expér.*, 3^e série, t. 9.
1894. VISART. — Contribuzione allo studio del sistema digerente degli Arthropodi. *Atti d. Soc. Toscana d. Sc. Nat.*, vol. 13.
- Rigenerazione cellulare e modalità della medesima nelle mucosa intestinale. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, vol. 8.
1898. VIONOV (D. N.). — Sur le tube digestif des Odonates. *Bull. Soc. de Roumanie*, Bucarest.

EXPLICATION DES PLANCHES

Tous les dessins ont été effectués à un grossissement d'environ 4.500 fois.

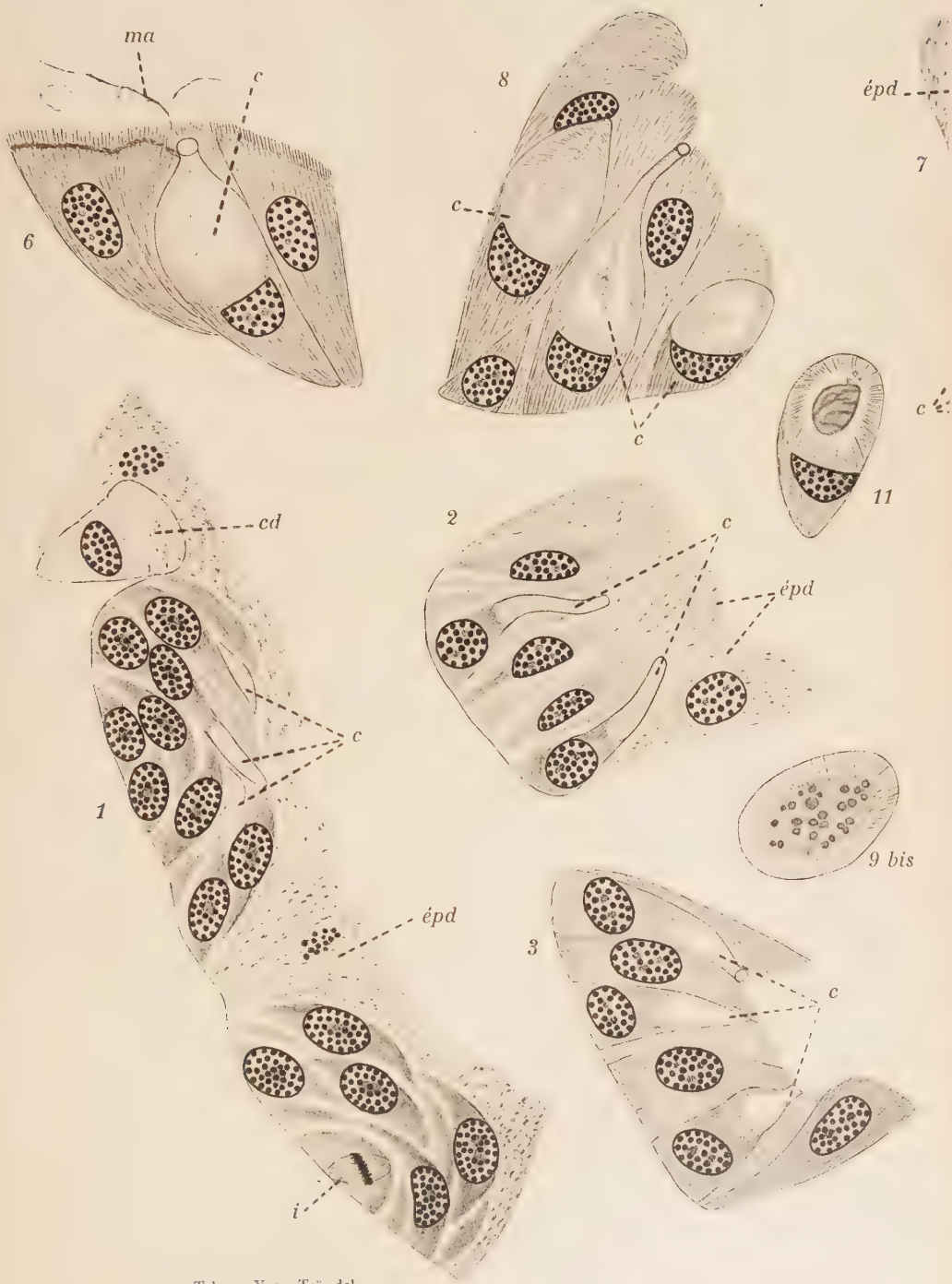
Lettres communes à toutes les figures.

<i>bd</i> ,	bordure en brosse dégénérée.
<i>br</i> ,	bordure en brosse régénérée.
<i>c</i> ,	cellules caliciformes.
<i>cd</i> ,	cellules caliciformes dégénérées.
<i>epd</i> ,	épithélium dégénéré.
<i>i</i> ,	initiales des nids en mitose.
<i>ld</i> ,	cellules cylindriques dégénérées.
<i>M, m, mm</i> ,	mamelons.
<i>ma</i> ,	membrane apicale.
<i>p</i> ,	petites cellules basales.
<i>r</i> ,	cellules raccourcies.
<i>v</i> ,	corpuscules sphériques ou vésicules.

PLANCHE I

Développement des cellules basales et histogenèse de l'épithélium larvaire.

- Fig. 1, 2, 3, 4, 5 — Epithélium intestinal chez la chenille de *Galleria* de 9 millimètres de longueur, proche de la mue, au moment de la rénovation totale. La différenciation des cellules basales débute avant la résorption complète de l'épithélium fonctionnel dégénéré, *épd*.
- Fig. 1. — Deux nids de petites cellules. Dans celui du bas, l'initiale *i* est en mitose et les petites cellules ne sont pas encore différenciées. Dans le nid supérieur, les petites cellules ont commencé à se différencier. Les cellules caliciformes *c* sont déjà ébauchées.
- Fig. 2. — Les cellules des nids, différenciées, se sont dressées et constituent deux catégories de cellules fonctionnelles.
- Fig. 3. — Les jeunes cellules fonctionnelles se sont beaucoup développées, formant une petite crypte épithéliale; on y observe une disposition alternante de cellules cylindriques et de cellules caliciformes, *c*.
- Fig. 4. — Coupe oblique d'une petite crypte venant de se constituer; les parties apicales creuses de cellules caliciformes sont représentées par de petits cercles.
- Fig. 5. — Coupe oblique passant par deux cryptes épithéliales bien développées, à des niveaux différents: l'un A, au fond, l'autre B, plus distalement. Les différences de dimensions des cavités apicales des cellules caliciformes sont dues à ce que les cellules sont coupées à des niveaux différents et à divers stades de leur développement.
- Fig. 6. — Cellule caliciforme entière. Cet aspect est difficile à retrouver sur les coupes à cause de l'imbrication des cellules épithéliales et de leur incurvation.
- Fig. 7. — Stades de début du développement des petites cellules basales dans l'intestin d'une chenille d'*Achroia* très jeune, et proche d'une mue. Les cellules basales, s'étant différenciées, sont dressées, et surmontées d'un épithélium dégénéré *épd*, les jeunes cellules caliciformes *c* sont très allongées, leur partie apicale canaliculée est grêle et plissée.
- Fig. 8. — Structure des cellules caliciformes adultes d'*Achroia*. Elles possèdent une partie basale très volumineuse et une bouteille avec un col très long, filiforme. Ce col se trouve rarement entier sur une seule coupe.
- Fig. 9, 9 bis. — Tissu frais de l'intestin de *Galleria*. Les cellules caliciformes se distinguent de la masse sombre de l'épithélium par leurs cavités apicales claires *c*, dans lesquelles on peut observer un liquide jaunâtre ou gris clair, où flottent des filaments pelotonnés (fig. 9) ou des granules jaunes (fig. 9 bis).
- Fig. 10. — Sur les coupes, la bouteille des cellules caliciformes de *Galleria* présente parfois un contenu finement granuleux.
- Fig. 11. — Cellule caliciforme d'*Achroia* présentant une masse jaune dans la bouteille.



Tchang Yung-Taï, del.

Intestin moyen de Gallia



PLANCHE II

PLANCHE II

Aspects de l'épithélium intestinal des chenilles de Galleria au cours de la phase d'absorption.

- Fig. 12. — Cellules cylindriques intactes, renfermant des gouttelettes graisseuses très petites.
- Fig. 13. — Cellules cylindriques renfermant des gouttelettes graisseuses de dimensions très considérables, logées chacune dans une vacuole.
- Fig. 14. — Pli de l'épithélium absorbant, montrant que seules les cellules cylindriques du sommet du pli renferment de la graisse. Les bordures en brosse ont disparu dans toutes les cellules cylindriques du pli. Les cellules caliciformes *cd* des flancs du pli ont éclaté en laissant des sillons entre les cellules voisines ; celles *c* du fond du pli conservent encore leur structure intacte.
- Fig. 15. — Cellules cylindriques de structure parfaite, prises dans la portion de l'épithélium absorbant dépourvue de graisses sur les coupes.
- Fig. 16. — Cellules cylindriques absorbantes, renflées et desquamées dans leur partie apicale.
- Fig. 17. — Cellules cylindriques dégénérées fortement déformées, dans lesquelles, les gouttelettes graisseuses ont conflué en un gros globule. Après la disparition de ce dernier, la partie apicale de la cellule se présente comme une énorme vacuole, faisant parfois saillie à la surface de l'épithélium.
- Fig. 18, 19. — Aspects de l'épithélium observés fréquemment sur les coupes, mais ayant été généralement mal interprétés. Sur ces figures on voit nettement les pieds effilés de certains mamelons *m* — constitués par la partie restante des cellules absorbantes desquamées — intercalés entre les cellules voisines. D'autres mamelons *mm* apparaissent comme des corpuscules plus ou moins sphériques, leurs pieds étant masqués sur la coupe par les cellules voisines. Toutes ces formations correspondent à ce que les auteurs ont appelé vésicules de sécrétion, considérant les cellules voisines comme des cellules sécrétantes et en train d'évacuer leur sécrétion sous la forme de vésicules. Dans les deux présentes figures, les cellules cylindriques, ainsi que les mamelons, sont sans aucun doute des éléments de l'épithélium absorbant : ils sont vacuolisés et renferment encore des gouttelettes graisseuses.
- Fig. 20. — Cellules absorbantes allongées, et dont la partie distale s'est détachée sous forme de corpuscule sphérique, *v*.
- Fig. 21. — La desquamation de la partie apicale des cellules absorbantes et leur raccourcissement. A ce stade, certaines cellules *ld* présentent une large lacune dans la partie apicale et simulent ainsi grossièrement des cellules caliciformes. En outre, les bordures en brosse dégénérées *bd* des cellules desquamées constituent une courte lame que certains auteurs ont considérée à tort comme l'origine de la membrane péritrophique.
- Fig. 22. — Autres aspects fréquents sur les coupes et ayant été mal interprétés. Cellules absorbantes, allongées et à parties apicales renflées en mamelons *M* en saillie, au milieu de cellules absorbantes raccourcies, *r*. Les auteurs ont interprété de tels aspects comme des stades de sécrétion en considérant les cellules absorbantes allongées, comme des cellules sécrétantes en activité, les cellules absorbantes raccourcies comme des cellules normales au repos.
- Si l'on compare les figures que je donne ici avec celles des auteurs, on comprend tout de suite que ces derniers ont pris, en l'absence des phénomènes d'absorption, des aspects de dégénérescence cellulaire pour des stades de sécrétion ou d'excrétion, et l'épithélium absorbant pour un épithélium sécrétant.
- Fig. 23. — Cellules absorbantes raccourcies possédant une bordure en brosse typiquement régénérée et une nouvelle membrane apicale *ma*.



Tchang Yung Tai, del

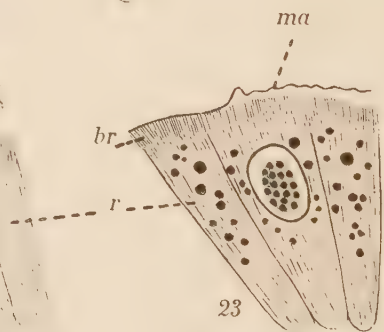
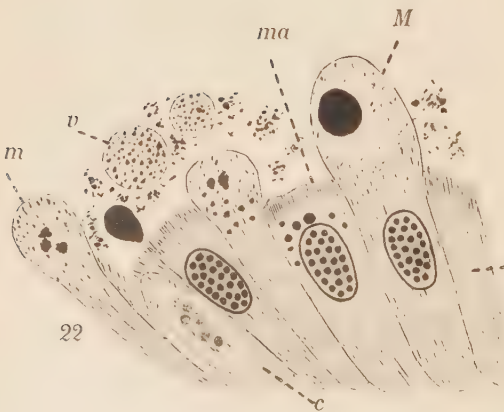
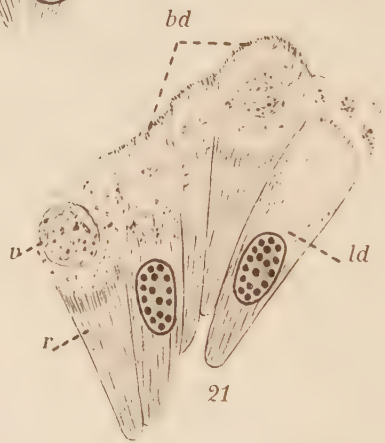
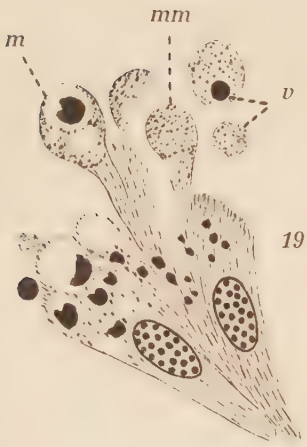
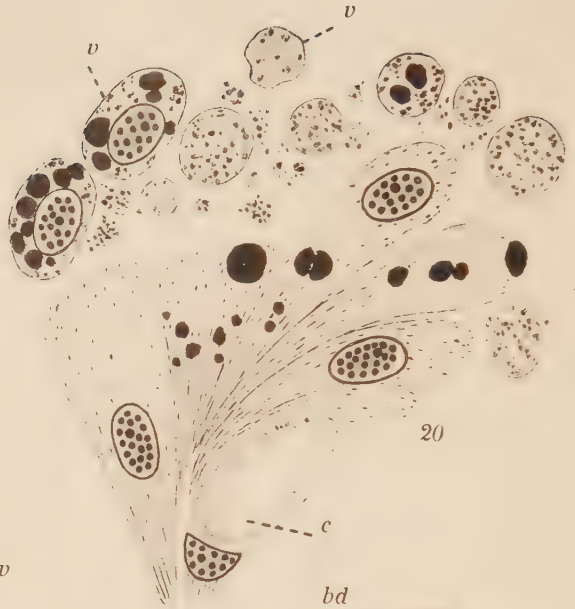


PLANCHE III

PLANCHE III

Aspects de l'épithélium intestinal des chenilles de Galleria au cours de la sécrétion des granulations fuchsinophiles.

- Fig. 24. — Épithélium venant de se renouveler à l'approche d'une mue, stade suivant celui de la fig. 3 ; des amas de granulations fuchsinophiles commencent à apparaître dans le cytoplasme des cellules cylindriques du sommet des plis. La couche des membranes apicales *ma*, commence à se décoller des bordures en brosse.
- Fig. 25. — Apparition des amas de granulations de taille moyenne, et des grosses boules fuchsinophiles. Ces dernières sont déjà déplacées vers la surface de la cellule et sur le point d'être évacuées.
- Fig. 26. — Cellules cylindriques contenant le maximum de granulations fuchsinophiles ; celles-ci sont en train de sortir de la cellule.
- Fig. 27. — Cellules cylindriques sécrétant fortement allongées dont la partie apicale se détache par section transversale sous forme de vésicules *v* (La lettre est renversée sur la figure). Leurs parties basales restantes se présentent comme des saillies ou des massues *mm*.
- Fig. 28. — Cellules cylindriques renflées et desquamées au moment de l'évacuation des enclaves fuchsinophiles ; il se produit dans leur partie apicale une large cavité *ld*.
- Fig. 29. — Cellules cylindriques allongées et desquamées ; leur partie apicale donne, au cours de la desquamation, une série de mamelons de tailles différentes, qui sont encore reliés à leurs parties basales, chiffonnées.
- Fig. 30. — Cellules cylindriques du sommet d'un pli, se desquamant ensemble au moment de l'évacuation des granulations fuchsinophiles.
- Fig. 31. — Cellules cylindriques bourrées d'amas de granulations fuchsinophiles dans leur partie apicale. Cette dernière s'est déjà desquamée dans certaines cellules qui sont alors raccourcies *r* et portent une bordure en brosse régénérée.
-



Tchang Yung-T'ai, del.



PLANCHE IV

PLANCHE IV

Suite de la planche III.

- Fig. 32. — Groupe de cellules cylindriques sécrétantes à partie apicale renflée en gros mamelons saillant.
- Fig. 33. — Aspect peu fréquent des cellules cylindriques sécrétantes, dont le cytoplasme est régulièrement vacuolisé.
- Fig. 34, 35. — Cellules cylindriques, au cours de l'évacuation isolée de granulations fuchsinophiles désagrégées. On y distingue deux zones *ld*. Dans la zone apicale, le cytoplasme est raréfié, puis constitue un gros mamelon, *M*.
- Fig. 36, 37, 38. — Stades suivants : évolution des gros mamelons.
- Sur les fig. 36, 37, les gros mamelons *M* sont élargis et leur contour est plissé ; à leur intérieur, le cytoplasme se tasse une masse sphérique *ve* : vésicule endogène en formation.
- Sur la figure 38, on voit de gros mamelons saillants *M* parmi des cellules raccourcies *r*, aspect rappelant celui de la figure 22, prise dans l'épithélium absorbant.
- Dans un mamelon *M*, le contenu est déjà beaucoup résorbé. On observe la différenciation précoce d'une nouvelle brosse à la surface de la cellule raccourcie en voie de constitution. Dans un autre mamelon *M*, le cytoplasme se tasse en petit bouton *me* qui va constituer un petit mamelon implanté à la surface de la cellule raccourcie (voir les figures 41 et 42).
- Fig. 39. — Les parties apicales des cellules cylindriques s'étant allongées, constituent, après le détachement des portions distales, des formations saillantes ayant la forme de mamelons ou de colonnettes. En outre, on voit parfois autour d'une colonnette *cl*, un faisceau divergent de filaments, qui doit être probablement interprété comme une bordure en brosse mal régénérée.
- Fig. 40. — Cellules raccourcies portant une bordure en brosse *br* nouvellement différenciée, ainsi qu'une membrane apicale. Celle-ci constitue avec la membrane du mamelon vide, un cadre à contours plissés.
- Fig. 41. — Petits mamelons *m* réellement implantés à la surface de la nouvelle bordure en brosse des cellules raccourcies. Ces mamelons sont produits en même temps que ces dernières par les mêmes cellules dégénérées. Un autre petit mamelon *mm* n'a pas de relation avec les cellules raccourcies qu'il surmonte, il est simplement intercalé entre elles.
- Fig. 42. — Petit mamelon *m* implanté à la surface de la nouvelle bordure en brosse d'une cellule raccourcie et en relation directe avec cette cellule.
- Fig. 43. — Série de petits mamelons faisant saillie à la surface des cellules raccourcies et d'une cellule caliciforme, mais n'ayant aucune relation directe avec ces cellules. Ils sont simplement adjacents à ces cellules sur la coupe.
- Fig. 44. — Cellules raccourcies ayant perdu leur noyau et portant une nouvelle bordure en brosse *br* bien différenciée, ainsi qu'une membrane apicale *ma*.



Tchang Yung-Taï, del.

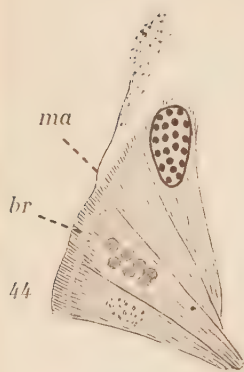
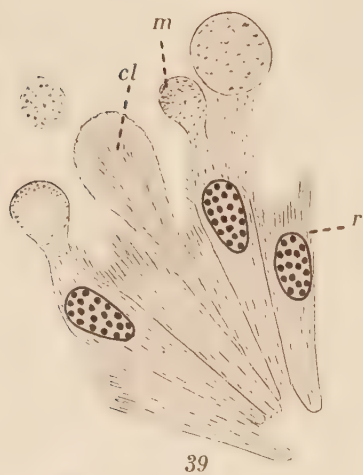
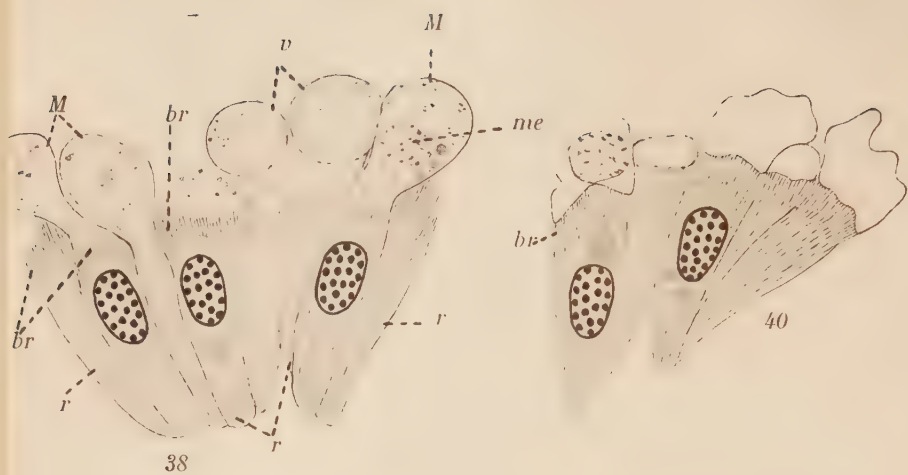


PLANCHE V

PLANCHE V

- Fig. 45-50. — Aspects de l'épithélium intestinal au cours de la sécrétion des substances basophiles chez les chenilles d'*Achroia grisella*.
- Fig. 45, 46. — Apparition de substances basophiles *sp* dans la partie apicale des cellules cylindriques. Cette partie se desquame ensuite (fig. 46). Les cellules portent une bordure en brosse régénérée *br* dont les filaments sont très serrés et, à leur surface, on voit la nouvelle membrane apicale *ma* encore adhérente.
- Fig. 47. — Partie apicale de cellules cylindriques très dégénérées. Il s'y produit, parmi les enclaves basophiles *sp*, des granules fuchsinophiles *gf* petits et isolés.
- Fig. 48. — Groupe de cellules cylindriques dont les parties apicales dégénèrent et se desquament simultanément, avant le décollement de la couche des membranes apicales *ma*. La bordure en brosse *bd* de certaines cellules se détache en bloc. Cette desquamation produit dans la cavité intestinale des vésicules.
- Fig. 49. — Cellules cylindriques renfermant des enclaves basophiles *sp* et s'allongeant au début de la dégénérescence.
- Fig. 50. — Cellules cylindriques allongées, dont les parties apicales s'étranglent et se détachent en vésicules *v*. En outre sur les côtés latéraux saillants des cellules allongées, il apparaît des filaments courts : leur ensemble donne un aspect de brosse. Cette brosse se trouve encore à la périphérie de certaines vésicules libres dans la cavité intestinale.
- Fig. 51-57. — Épithélium intestinal de *Galleria* montrant l'évolution des éléments inclus dans les cellules cylindriques.
- Fig. 51. — Intestin d'un individu une trentaine d'heures avant la mue nymphale. Épithélium larvaire *épd* détaché en voie de dégénérescence. Épithélium pronymphal venant de se constituer. Dans l'espace qui sépare ces deux épithéliums on voit des éléments fusiformes *ef* et de petits éléments inclus *inn* sortis des cellules.
- Dans le cytoplasme des cellules de l'épithélium pronymphal se trouvent des éléments inclus *in*, de taille variée, soit isolés, soit groupés et, en outre, des particules chromatiques *ch*.
- Dans une région de cette figure, on remarque de très nombreux éléments inclus. Une telle abondance est exceptionnelle.
- Fig. 52. — Multiplication des éléments inclus, *in* dans les cellules épithéliales pronymphales.
- Fig. 53. — Dégénérescence d'un élément inclus *ind* à côté d'un autre *in* resté normal, dans une cellule épithéliale pronymphale coupée obliquement.
- Fig. 54-57. — Épithélium renouvelé pendant la mue larvaire.
- Fig. 54. — Petit élément *in* avec une boule chromatique, située au-dessus du noyau d'une jeune cellule cylindrique.
- Fig. 55. — Élément inclus *in* bien développé, contenant des granules chromatiques, et situé au-dessous du noyau dont la face adjacente est concave.
- Fig. 56. — Groupe de jeunes cellules épithéliales. Dans une cellule cylindrique, il se forme une petite sphérule *inp* de cytoplasme à structure homogène ; dans une autre, une sphérule plus grande contenant des boules chromatiques.
- Fig. 57. — Petite crypte épithéliale coupée obliquement. Au fond, on remarque deux éléments inclus accolés *in* résultant probablement d'une division.



Tchang Yung-Tai, del.



PLANCHE VI

PLANCHE VI

Regression de l'intestin moyen au cours de la métamorphose de Galleria (photographies non retouchées).

Fig. 58, 64 : $\times 7$; Fig. 65-75 : $\times 14$.

Fig. 58-64. — Coupes longitudinales.

L'intestin moyen est toujours figuré en entier. L'intestin antérieur A et l'intestin postérieur B sont représentés en partie, plus ou moins grande suivant les coupes.

Fig. 58. — Chenille au jour du filage du cocon. Intestin moyen volumineux avec plissements remarquables ; *o*, ébauche génitale.

Fig. 59. — Chrysalide immédiatement après la mue nymphale. Intestin moyen dilaté et recourbé en forme d'S. Dans sa cavité, le corps jaune larvaire s'est en grande partie liquéfié. Il n'en subsiste que des fragments *jl*.

Fig. 60. — Chrysalide une quinzaine d'heures après la mue nymphale. Intestin moyen plissé à nouveau et redressé.

Fig. 61. — Chrysalide au 3^e jour de la nymphose. Intestin moyen s'est beaucoup raccourci. Dans sa cavité se trouvent des plis épithéliaux détachés *jn*, qui peuvent se tasser en une masse compacte constituant le corps jaune nymphal (voir figure 62). *o*, gaines ovariques.

Fig. 62. — Chrysalide au début du 4^e jour de la nymphose. Intestin moyen dilaté de nouveau ; *jn*, corps jaune nymphal, *o*, testicule.

Fig. 63. — Chrysalide au 5^e jour de la nymphose. Intestin moyen, plissé, ayant à peu près la forme définitive. Dans sa cavité, on retrouve un corps jaune nymphal, résultant d'un nouveau détachement de plis épithéliaux. *ja*, jabot suceur qui s'est développé à la partie dorsale de l'intestin antérieur A.

Fig. 64. — Chrysalide au 7^e jour de la nymphose (imago prêt à éclore). Intestin moyen surmonté de la masse des œufs *o*. Portion de l'intestin postérieur *p* avec les tubes de Malpighi.

Fig. 65-66. — 2 coupes successives du tiers postérieur de l'intestin moyen chez une chrysalide au 2^e jour, montrant la large invagination *x* qui donne naissance à un pli énorme de l'épithélium. — *jn* plis de la génération précédente détachés.

Fig. 67. — Chrysalide au 3^e jour, montrant le plissement et l'aspect des plis non encore dégénérés.

Fig. 68-74. — Coupes transversales de l'intestin moyen.

Fig. 68. — Chenille un jour avant la mue nymphale. Intestin très rétréci, corps jaune larvaire compact *jl*.

Fig. 69. — Chrysalide venant de se former, même stade que dans la figure 59. Intestin dilaté, corps jaune larvaire liquéfié *jl*.

Fig. 70, 71, 72, 73. — Variations de forme de l'intestin sur les coupes transversales, pendant le 2^e jour de la nymphose, au cours du plissement et du détachement des plis épithéliaux *pd*.

Fig. 74. — Chrysalide au 3^e jour, plis dégénérés, d'aspect sombre ; comparer à la figure 67.

Fig. 75. — Coupe longitudinale rasante de l'intestin, montrant l'ensemble des plis détachés en bloc *pd*.



Tchang Yung-Taï, del.

Intestin moyen

